

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 55

Avec 4 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1948

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 55

Fascicule 1. Mai 1948.

Fascicule 2. Juillet 1948.

Fascicule 3. Septembre 1948.

Fascicule 4. Décembre 1948.

Fascicule supplémentaire n° 1. Mars 1948.

Fascicule supplémentaire n° 2. Octobre 1948.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Tome 55, nº 1. — Mai 1948.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

Zur Entwicklungsphysiologie der Polplasmen des Eies von Tubifex[1]

von

F. E. LEHMANN

Mit 11 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS

[1] Mit Unterstützung der Stiftung Dr. J. de Giacomi der S. N. G. und der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.

I. DIE POLPLASMEN DES TUBIFEXEIES UND DAS PROBLEM IHRER ENTSTEHUNG

Im Reiche der Wirbellosen gibt es Eitypen von sehr verschiedener Struktur. Beim Ei der Echinodermen ist die Rinde der Sitz von Gradientenfeldern, welche die ersten entscheidenden Entwicklungsvorgänge steuern. Das Endoplasma dagegen scheint kein Muster entwicklungsmechanischer Faktoren zu enthalten. Somit fehlen dem Ei der Echinodermen eigentliche morphogenetische Plasmen. Ein ganz anderes Bild bietet neben dem Ei der Ascidien das Ei des Oligochaeten Tubifex. Es besitzt kurz vor der ersten Furchungsteilung an den beiden Eipolen, dem animalen und dem vegetativen, je eine scharf begrenzte Plasmaanhäufung: die Polplasmen. Wie Penners (1922) gezeigt hat, gelangen die Polplasmen später in die Mutterzellen des ekto- und des mesodermalen Keimstreifs, d. h. in die Zellen *2d* und *4d*. Werden diese Zellen durch Strahlenstich (Penners 1925) ausgeschaltet, so entwickelt sich kein Keimstreif. Die Polplasmen sind demnach als das Bildungsmaterial der Keimstreifen anzusehen und als „morphogenetische Plasmen" (nicht „Stoffe") zu bezeichnen.

Die Polplasmen sind, wie schon Penners (1922) gefunden hat, beim frisch abgelegten Ei noch nicht sichtbar. Erst nach der

2. Reifungsteilung, die wie die erste nach der Eiablage vor sich geht, sondern sich die Polplasmen vom übrigen Endoplasma des Eies ab. Diese Phase ist der direkten Beobachtung und dem experimentellen Eingriff zugänglich. Damit eignet sie sich zur Beantwortung entwicklungsmechanischer Fragen. Die Faktoren, die bei Bildung morphogenetischer Plasmen wirksam sind, sind weder bei den Ascidien (Conklin 1905, Dalcq) noch bei den Oligochaeten genauer bekannt. Dabei bieten gerade diese Sonderungsvorgänge besonderes Interesse, weil sie sich ganz am Beginn der Embryonalentwicklung abspielen und dann auch deshalb, weil sie sich innerhalb einer Zelle, also intrazellulär, vollziehen. Ich habe versucht, mit drei verschiedenen Methoden Einblick in die Entstehung der Polplasmen zu erhalten. Die Normalentwicklung, die Normogenese, lässt sich durch einen charakterischen Rhythmus des Formwechsels (s. Woker 1944) kennzeichnen, sowie durch zytologisch gut fassbare Veränderungen (s. Huber 1946). Die Zentrifugierung erlaubt es, das Bildungsmaterial der Polplasmen in einer Schicht zu konzentrieren. So ist es möglich, die allmähliche Zunahme seiner Masse während der Reifung festzustellen. Ferner kann diese Polplasmaschicht je nach der Versuchsanordnung mit bestimmt gewählten Zonen der Eirinde in Kontakt gebracht werden (Lehmann 1940). Die nun eintretenden Reaktionen erlauben es, Schlüsse auf die Wirksamkeit von Faktoren zu ziehen, die die Bewegung und Lagerung der Polplasmen beherrschen (Lehmann 1941 *b*). Schliesslich können wir die Tatsache auswerten, dass die Polplasmen, als einzige Bildungsplasmen des Tubifexkeimes, sich nach Behandlung mit Nadireagens (Ries 1937) intensiv bläuen (Lehmann 1941 *a*). So lassen sich auch kleinere Mengen von Polplasma sowohl bei lebenden Normalkeimen als auch bei zentrifugierten Eiern nachweisen.

Mit Hilfe der drei genannten Methoden können wir eine ganze Reihe von Aussagen über die Bildung der Polplasmen bei Tubifex machen und sie in Zusammenhang mit allgemeineren embryologischen Fragen bringen: der Plasmaorganisation des Eies, der Segregation morphogenetischer Plasmen, und dem Zusammenhang von Furchungsablauf und Embryobildung.

II. METHODEN

a) *Normogenese von Tubifexkeimen ausserhalb des Kokons.*

Während PENNERS (1922 ff) seine Lebendbeobachtungen nur an Keimen machte, die noch von der Hülle des Kokons umgeben waren, haben wir (LEHMANN und Mitarbeiter 1938-1946) sämtliche Experimente an Keimen ausgeführt, die dem Kokon entnommen und nur noch vom Dotterhäutchen umschlossen waren. Diese entwickeln sich völlig normal, wenn einige Bedingungen erfüllt werden:

1. *Vermeidung mechanischer Schädigung bei der Enthüllung.* — Der Kokon muss mit 2, unter dem Binokular zugeschliffenen Uhrmacherpinzetten eröffnet werden, ohne dass irgend eine Quetschung der Eier erfolgt. Ziemlich unempfindlich sind die Phasen der Einzeller mit relativer Oberflächenruhe: die Phase der 2. Meiosespindel (Stadium I/3) und der Vorkerne (I/5). Dagegen reagieren Keime, die sich in starker Oberflächenunruhe befinden, auf die Enthüllung sehr oft mit schwereren Störungen der Furchung.

2. *Aufzucht in einer passenden Zuchtlösung.* — Die enthüllten Keime entwickeln sich in Brunnenwasser nicht gut. Eine Reihe systematischer Versuche führte zu einer Salzlösung folgender Zusammensetzung: 50 Teile $\frac{m}{50}$ $MgSO_4$, 130 Teile $\frac{m}{50}$ $CaCl_2$, 16 Teile $\frac{m}{50}$ NaCl und 4 Teile $\frac{m}{50}$ KCl. Diese Lösung hat sich seit 5 Jahren sehr gut bewährt.

3. *Schutz der Eier vor starker Belichtung.* — Eier, die bei Tageslicht gezüchtet oder bei Serienaufnahmen sehr kräftig belichtet wurden, entwickelten sich abnorm oder gingen sogar zu Grunde. Deshalb züchten wir sämtliche Keime in einem verdunkelten Thermostaten bei 18° C und photographieren lebende Keime nur unter Verwendung von Wärmefiltern.

4. *Schutz vor Infektion.* — Keime die ohne besondere Vorsichtsmassnahmen aus den Kokons entnommen werden, gehen nicht selten an Infektionen durch Bakterien oder Pilze zu Grunde. Werden die Eier sofort nach der Entnahme aus dem meist stark verunreinigten Kokon in steriler Zuchtlösung gewaschen, unter Verwendung steriler Instrumente und Gefässe weiterbehandelt, so

Orientierte Zentrifugierung von Tubifex-Eiern

R
R'
Gummiringe
Watte
a Eibehälter R' im Zentrifugenglas R_o

R'
Zucht-Lösung
Eigruben
Agar
b Eibehälter R' im Schnitt (stärker vergr.)

1. anipetal
2. vegipetal
c Axiale Orientierung der Eier in den Gruben

R'
Zucht-Lösung
Gummi arabic. 35%
d Aequatoriale Orientierung

Abb. 1.

Die Orientierung der Eier von Tubifex in der Zentrifuge. *a*) Der Eibehälter R' wird durch Gummiringe in der Mitte des Zentrifugenglases R festgehalten und ruht auf einer Unterlage von Watte. *b*) Stärker vergrösserte Darstellung des Eibehälters, bereit zur Zentrifugierung. Die in den Gruben liegenden Eier sind vorher mit Hilfe eines Binokulars orientiert worden. *c*) Schematische Darstellung der in bestimmter Orientierung in den Gruben liegenden Eier. Der Richtungskörper deutet die Lage des animalen Poles an. *d*) Die Lage eines Tubifex-Eies auf Gummi arabicum schwebend, während der Zentrifugierung. Der animale Pol liegt hier seitlich.

sind auch bei 14tägiger Zucht Verluste durch Infektion fast völlig zu vermeiden.

Unter Einhaltung dieser Bedingungen lässt sich die gesamte Normogenese von der Ausstossung des 1. Richtungskörpers bis zur Entwicklung des jungen Wurms an lebenden Keimen verfolgen. Die von uns publizierten Tabellen der Normogenese bei 18° C (WOKER 1944, GEISER 1945) und bei den Temperaturen von 13°, 18° und 23° (LEHMANN und HADORN 1946) stützen sich alle auf die Beobachtung enthüllter Keime.

Zur Fixierung dienten 4 ccm Zenkers Gemisch, dem nach 30 Minuten 1 ccm Sulfosalicylsäure (20%) zugefügt wurde. 4—6 Stunden später wurden die Keime in Wasser übergeführt und 8—12 Stunden gründlich gewässert. Die von ihrem Dotterhäutchen befreiten Keime wurden nach der von WOKER (1944) angegebenen Methode in Agar eingebettet und über Alkohol, Amylacetat in Benzol und Paraffin übergeführt. Die 10 μ dicken Schnitte wurden mit Hämalaun und angesäuerten wässrigen Lösungen von Anilinblau bezw. Blauschwarz B oder Azosäureschwarz Ciba sowie Orange G gefärbt.

b) *Zentrifugierung von Tubifexkeimen in bestimmter Orientierung* (Abb. 1).

Für die Versuche stand eine Ecco-Zentrifuge zur Verfügung, die maximal 3500 Umdrehungen pro Minute machte, was bei den benutzten Zentrifugenröhrchen eine Beschleunigung von maximal 1600 × *g* ermöglichte. Werden die Eier über einer 35%igen Lösung von Gummi arabicum zentrifugiert (Abb. 1 *d*), dann stellen sie sich mit einer Achse, die in der Aequatorialebene liegt und senkrecht auf der animal-vegetativen Achse steht, senkrecht zur Zentrifugalkraft ein (LEHMANN 1938). Wir erhalten auf diese Weise „aequatoriale“ Typen.

Legt man dagegen die Eier auf eine Agarunterlage (Abb. 1 *b* und *c*), so können sie in zweierlei Weise orientiert werden, entweder mit dem animalen Pol, der am Richtungsfleck der Meiosespindel kenntlich ist, nach oben oder nach unten. Um eine nachträgliche Drehung der so orientierten Eier möglichst zu vermeiden, habe ich den Agarboden mit kleinen steilwandigen Grübchen versehen, in denen die Eier nur sehr schwer kippen konnten. Die Grübchen sind einfach herzustellen. Auf eine noch flüssige 2%ige Agarlösung, die ungefähr 40° warm ist und die so in die Zentrifugen-

röhrchen eingegossen wird, setzt man kleine Paraffinkügelchen auf, die nach Erstarren des Agars leicht zu entfernen sind und regelmässig geformte Grübchen hinterlassen. Keime (Abb. 1 *c*), bei denen der animale Pol zentripetal lag, werden als „anipetale" und solche bei denen der vegetative Pol zentripetal lag, als „vegipetale" bezeichnet. Nach der Zentrifugierung wurde jeder einzelne Keim noch einmal kontrolliert und insbesondere die Lage der Richtungskörper und auch des oft noch sichtbaren Richtungsflecks zur Schichtung des Keimes kontrolliert und im Protokoll festgehalten.

Während viele tierische Eier bis jetzt nicht in bestimmter Orientierung zentrifugiert werden konnten, ist es also bei Tubifex möglich, den Eiinhalt in drei verschiedenen Orientierungen zur ursprünglichen Eiachse zu schichten. Es lassen sich so, wie wir noch sehen werden, die Polplasmen in bestimmte Keimregionen „dislozieren". So wie mit Hilfe mikrochirurgischer Instrumente *Blasteme transplantiert* werden können, so erlaubt es die Zentrifugierung bestimmt orientierter Eier, *Plasmabereiche* zu *dislozieren*.

c) *Die Nadireaktion der Polplasmen* (Abb. 2).

Nach Ries (1939) reagiert das Mesoplasma der Ascidien intensiv mit dem Nadireagens und zwar vom Ei- bis zum Larvenstadium. Analoges wurde von Reverberi und Pittotti (1940) für die Somatoblasten der Polychæten und von mir (Lehmann 1941 *b*) für die Polplasmen vom Eistadium bis zur Keimstreifanlage nachgewiesen. Die Reaktionen wurden nach den Angaben von Ries durchgeführt. Die Keime waren dann besonders wenig geschädigt, wenn die Reaktion in eisgekühlten Uhrschalen vorgenommen wurde. Sobald die Bläuung einsetzt, kommen die Keime in Zuchtlösung, wo sie sich längere Zeit ohne Veränderung halten (Lehmann und Hadorn 1946) und eingehender studiert werden können. Zahlreiche Keime wurden auf Agfa-Colorfilme farbig photographiert. Diese Photographien dienten als Vorlage für die Zeichnungen der Figur 2, die von Dr. W. Huber ausgeführt wurden.

Weitere Angaben über die Entwicklung der Polplasmen bis zum Beginn der ersten Furchungsteilung finden sich im Abschnitt III. Kurz vor der 1. Furchungsteilung heben sich Polplasmen an beiden Polen scharf als dunkelviolette Felder vom ungefärbten Rest des Keimplasmas ab (Abb. 2 *d*). Auf dem Zweizellen-

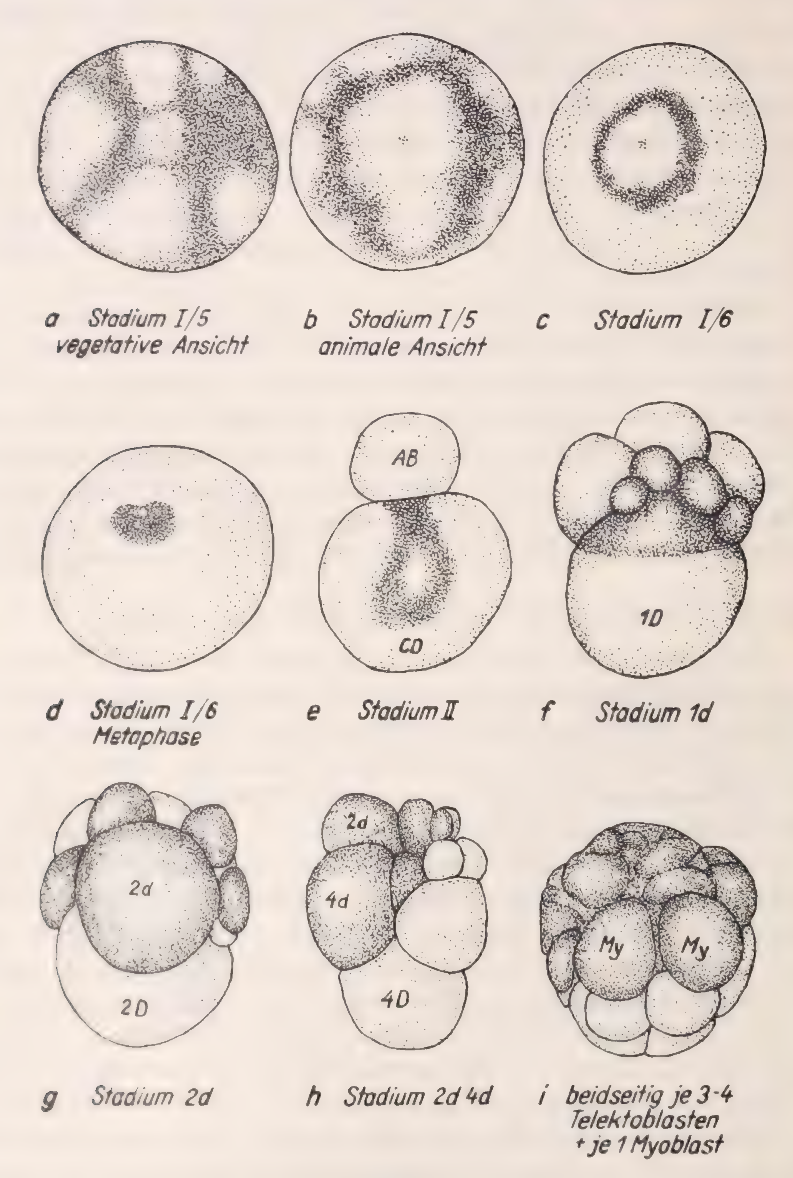


Abb. 2.

Die Verlagerungen des Nadiplasmas während der Entwicklung, gezeichnet nach Farbphotos (W. Huber del.). Weitere Erklärungen s. Text. Diejenigen Zellbereiche bzw. Zellen, die eine deutliche blauviolette Färbung zeigten, sind durch dunkle Punktierung hervorgehoben.

stadium ist die Hauptmasse deutlich in der Zelle CD zu erkennen (2 *e*). Der erste Kranz der Mikromeren ist deutlich bläulich, die Hauptmasse des vegetativen und animalen Polplasmas hat sich nun in 1 D vereinigt (2 *f*). Die Zelle 2 *d*, der erste Somatoblast, bläut sich sehr intensiv (2 *g*). Der zweite Somatoblast 4 *d* bläut sich etwas weniger und zeigt sehr oft ein etwas rotstichiges Violett (2 *h*). Auch die beiden Myoblasten (Abb. 2 *i*) bilden dasselbe rötliche Violett, während die Telektoblasten intensiv blau gefärbt sind, ähnlich wie der von ihnen gebildete ektodermale Keimstreif. Das künftige Entoderm bläut sich primär in keiner Entwicklungsphase.

III. DIE ENTSTEHUNG DER POLPLASMEN IM EI VOM STADIUM DER REIFUNGSTEILUNGEN BIS ZUM EINSETZEN DER ERSTEN FURCHUNGSTEILUNG

Ein frisch abgelegter Kokon von Tubifex enthält Eier, bei denen die Reifungsspindel eben den animalen Pol erreicht hat und in denen noch keine deutlichen Polplasmen zu beobachten sind (Abb. 3 *a*). In der ersten bis zweiten Stunde (bei 18°) nach der Eiablage vollzieht sich die Ausstossung des ersten Richtungskörpers, von der vierten bis sechsten Stunde die Bildung des 2. Richtungskörpers (3 *b*) und erst in der sechsten bis achten Stunde werden die Polplasmen immer deutlicher sichtbar (3 *c* und *d*). Es dauert also rund sechs bis sieben Stunden, bis sich die Polplasmen entwickelt haben. Darüber, wie sich diese wichtigen morphogenetischen Plasmen bilden, enthält die Arbeit von PENNERS (1922) keine eingehenden Angaben. Wir werden nun mit Hilfe der drei von uns genannten Methoden die wichtigsten Stadien auf das Vorkommen von Polplasmen hin untersuchen.

a) *Die Phase der ersten Reifungsteilung.*

Die frisch abgelegten Eier, bei denen sich das Dotterhäutchen noch nicht abgehoben hat, sind breiartig weich und verformen sich beim Liegen in der Zuchtlösung zunächst tropfenartig. Erst während der Protuberanzen, die anschliessend an die Ausstossung des ersten Richtungskörpers und die Abhebung des Dotterhäutchens auftreten, wird die Stabilität des Eies deutlich grösser.

So bekommt das Ei auf dem Stadium der zweiten Reifungsmetaphase eine konstante Eigenform, nämlich die eines Rotationsellipsoides (LEHMANN und LOTMAR 1939). Diese Beobachtung ist ein erster Hinweis auf eine starke Veränderung der formgebenden

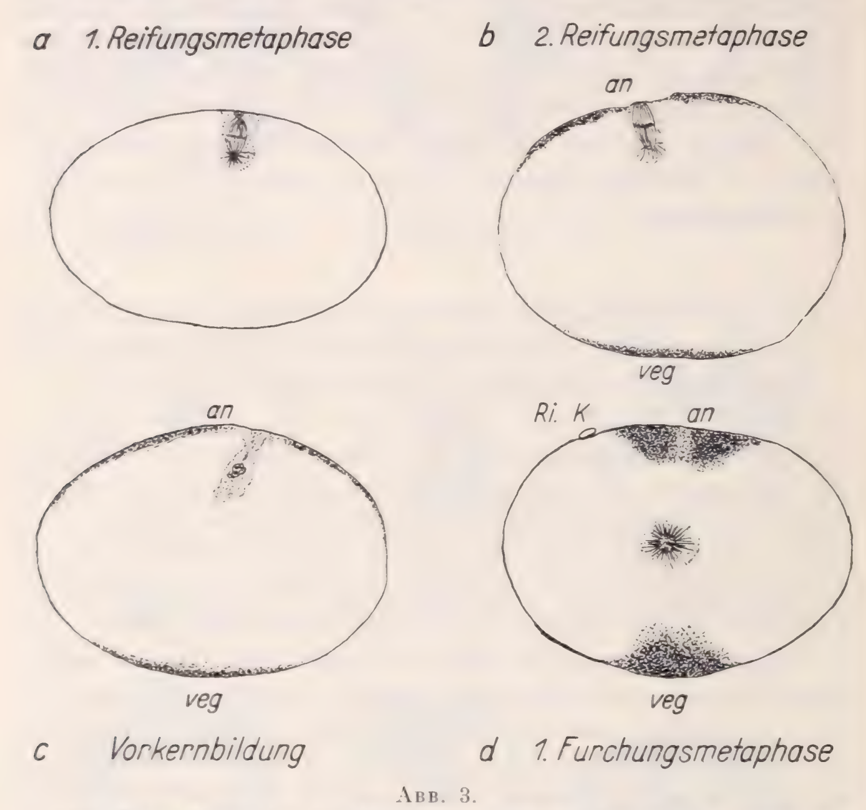


ABB. 3.

Die Entwicklung des Polplasmas während der Reifung, an Hand von Schnittphotos gezeichnet. Es ist nur der physiologische Kernbereich und das Polsplasma eingezeichnet. an = animaler Pol: veg = vegetativer Pol; Ri. K. = Richtungskörper.

Elemente im Eiplasma, die wir in ihrer Gesamtheit als Plastin oder besser noch als Fibrillärplasma bezeichnen wollen. Unmittelbar nach der Eiablage scheint nur ein sehr schwaches Fibrillärgerüst vorhanden zu sein, das sich in den folgenden Stunden erheblich stabilisiert.

Weder von aussen noch auf Schnitten lassen sich grössere Plasmamassen erkennen, die als Polplasmen angesprochen werden

könnten. Eine dünne basophile Rindenschicht ist vorhanden und ein basophiles, fädig und körnig strukturiertes Grundplasma, in dem die dicht gepackten Dotterkörner von verschiedener Grösse eingelagert sind (Abb. 3 *a*).

Der Anteil der Plasmakomponenten am Aufbau des Eies wird deutlich aus der Schichtung der zentrifugierten Eier. Bei 1600 × *g* erfolgt eine sehr starke Sonderung und Schichtung verschiedener Komponenten des Eiinhalts (Abb. 4 *a*). Zentripetal liegt eine weissliche Kappe, die aus Material besteht, das sich leicht in Alkohol löst und das nach v. Parseval (1922) mit Sudan III gefärbt werden kann. Sie besteht demnach zum grössten Teil aus Fetten und Phosphatiden (Ph). Es folgt eine breite Plasmazone, die beim lebenden Keim durchsichtig ist. Beim fixierten Keim sind hier zwei Zonen zu unterscheiden, die Plastinzone mit fibrillärer (Fibr.) und die Nadiplasmazone mit körniger Struktur (N). In der anschliessenden opaken Zone (op. Z.) findet sich ein oftmals sehr dünnes und wenig stabiles Netz von Plasmafibrillen in dem vereinzelte grobe Dotterkörner eingelagert sind. Die Hauptmasse der groben und feinen Dotterkörner liegt zentrifugal in einer sehr kompakten Schicht. Ein ähnliches Schichtenbild entsteht, wenn Eier während der unmittelbar anschliessenden ersten Reifungsteilung zentrifugiert werden.

Somit besitzen die frisch abgelegten Eier von Tubifex bereits eine beträchtliche Menge von Bildungsplasma. Dieses ist allerdings beim normalen Ei kaum zu erkennen, da hier Dotter und Plasma sich vollständig durchdringen. Das Bildungsplasma kann mit Hilfe der Zentrifuge in seine Komponenten zerlegt werden, ähnlich wie dies Monné für das Seeigelei und Raven für das Ei von Limnaea festgestellt haben; bei Tubifex erscheint das fibrillenhaltige Plastin und das granulahaltige Nadiplasma.

b) *Die Phase der zweiten Reifungsteilung.*

Nachdem die Protuberanzen der ersten Reifungsteilung verstrichen sind, zeigen die Eier eine erhöhte Stabilität der Form. Sie sind nun beinahe vollkommene Rotationsellipsoide. Dies ist ein Hinweis auf die Verfestigung der Strukturelemente im Keiminnern. Auch die Schnitte lassen eine Differenzierung der Eistruktur erkennen. Unter der Rinde des animalen und des vegetativen Pols hat sich nun eine deutliche Schicht von granulareichem, sub-

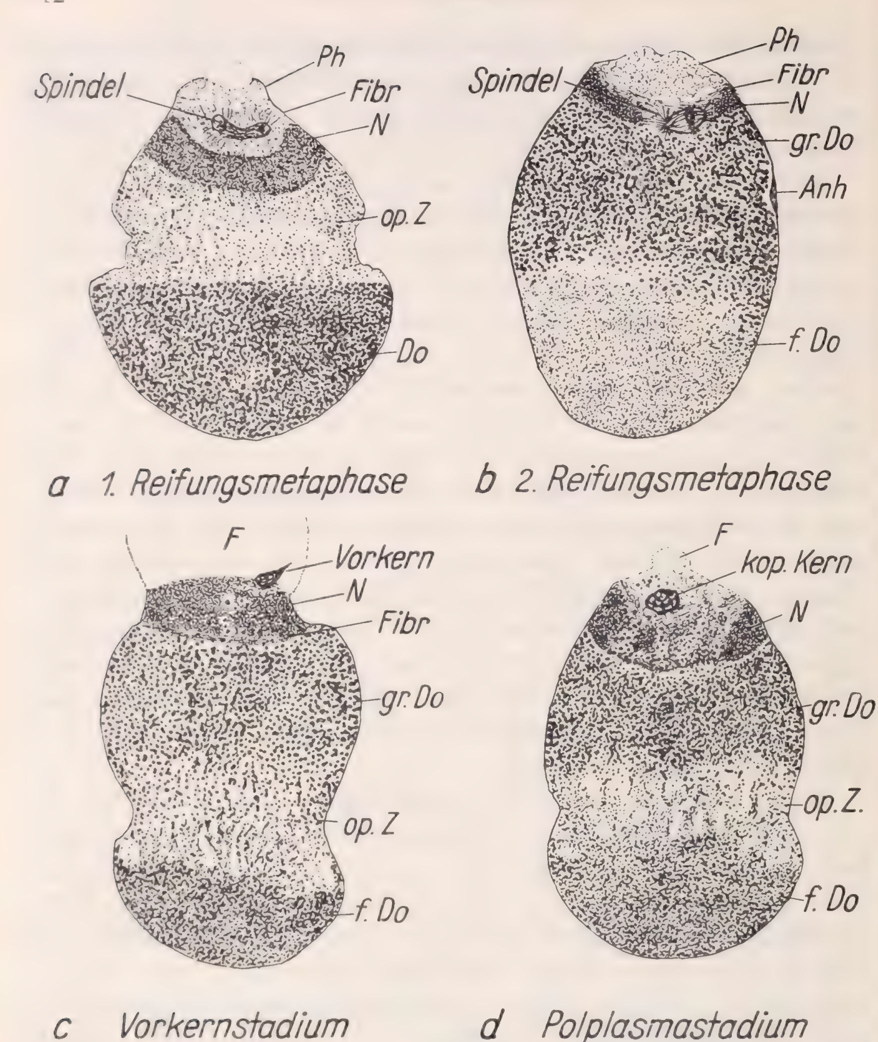


ABB. 4.

Die Schichtung von Tubifex-Eiern, die in verschiedenen Phasen der Reifungsteilungen aequatorial zentrifugiert wurden. Weitere Erklärungen im Text S. 11, S. 13, S. 14.

kortikalem Nadiplasma angehäuft, die insbesondere am animalen Pol stärker entwickelt ist (Abb. 3 *b*). Diese Anhäufung des Plasmas muss sich während der ersten Reifungsprotuberanzen vollzogen haben. Die Dotterkörner sind einem granulareichen Maschenwerk von Fibrillen eingelagert.

Die Zentrifugierung mit $1600 \times g$ gibt ebenfalls deutliche Hinweise auf Veränderung der Plasmastruktur (Abb. 4 *b*). Auffallend ist einmal die schmale Plasmazone am zentripetalen Pol des Eies, die ein wesentlich geringeres Volumen hat, als bei jüngeren zentrifugierten Keimen. Die Plasmaschicht besteht zentripetal aus einer dünnen Lage von faserigem Plastin (Fibr) und daran anschliessend aus einer dickeren Schicht körnigen Polplasmas (N). Der Dotter ist in zwei deutliche Schichten getrennt, eine zentripetale Zone mit groben Dotterkörnern (gr. Do) und einen zentrifugalen Bereich mit feinkörnigem Dotter (f. Do). In der trennenden Zwischenzone findet sich ein plasmatisches Maschenwerk das am lebenden Keim opak erscheint. Die Anheftungstelle der Spindel am animalen Pol ist sichtbar (Anh).

Wird das Protuberanenstadium 4, das sich an die Abschnürung des zweiten Richtungskörpers anschliesst, zentrifugiert, so bietet sich ein ähnliches Bild. Auch hier lässt sich durch die gleiche Zentrifugalkraft viel weniger Plasma anhäufen als bei den jüngeren Stadien. Zugleich erscheint nach der Zentrifugierung das Plastingerüst dichter als bei jüngeren Keimen. Die geringere Dicke der Plasmazone bei Keimen, die vor oder während der Reifungsteilung zentrifugiert wurden, ist also damit zu erklären, dass das Fibrillärplasma zu einem grossen Teil so stark vernetzt ist, dass es jetzt nicht mehr abzentrifugiert werden kann.

Die Versuche mit der Nadireaktion an unbehandelten Keimen zeigen, dass vor allem der animale und vegetative Polbereich stärker als die Aequatorialzone reagieren. Einzig die Zone der Reifungsspindel ist ausgespart. Der gefärbte Bereich entspricht in seiner Ausdehnung derjenigen des subkortikalen Plasmas, wie er auf Schnitten gefunden werden kann. Beim frisch zentrifugierten Ei gibt nur das Plasma des zentripetalen klaren Bereiches eine sehr intensive Reaktion, während der Rest des Keimes ungefärbt bleibt. Somit befindet sich also die Vorstufe des Polplasmas, das „Nadi-Plasma“, im zentripetalen klaren Plasma, während das Fibrillärplasma des zentrifugalen Bereiches überhaupt keine Nadireaktion gibt.

Zusammenfassend kann die Phase der zweiten Reifungsteilung gekennzeichnet werden: 1. Durch eine stärkere Vernetzung des Fibrillärplasmas. Dies äussert sich in der stabilen Ellipsoidform der Ruhephase und der nur partiellen Schichtbarkeit durch die

Zentrifugalkraft. 2. Durch eine Vermehrung des subkortikalen Plasmas besonders in der Polregion. Dieses ist der Träger der Nadireaktion und lässt sich durch Zentrifugalkraft relativ vollständig in einer Schicht ansammeln.

c) Die Phase der Kernkopulation und der ersten Furchungsteilung.

Die Protuberanzen, die an die zweite Reifungsteilung anschliessen, dauern relativ lange Zeit, ca. 1½-2 Stunden. Dann nimmt das Ei wieder seine Ellipsoidform an. Während der Protuberanzen ist der Vorkern des Eis mitsamt einem Plasmahof von der Eirinde in die Eimitte vorgestossen, wo er mit dem Spermavorkern kopuliert. Hier bildet sich auch die erste Furchungsspindel, die im Verlauf von ca. 2 Stunden sich über einen grössern Teil des Eiinnern ausdehnt (Huber 1946). Abgesehen von dieser zentralen Plasmaanhäufung, die hauptsächlich von Fibrillärplasma aufgebaut wird, erscheinen nun auch zwei ringförmige subkortikale Plasmaverdichtungen an den beiden Polen: die Vorläufer des animalen und des vegetativen Polplasmas. Sie fallen dadurch auf, dass ihre Basophilie erheblich grösser ist als auf den vorhergehenden Stadien (Abb. 2 *a* u. *b*, Abb. 3 *c*).

Die Zentrifugierung mit 1600 × *g* gibt eine zentripetale Plasmaschicht, die wesentlich dicker ist als bei den Keimen auf dem Stadium der zweiten Reifungsteilung (s. Abb. 4 *c*). Vor allem hat hier die Plasmaschicht wieder ein erheblich grösseres Volumen als bei den unmittelbar vorhergehenden Stadien. Daraus ist zu schliessen, dass das Fibrillärplasma weniger stark vernetzt ist und seine Bauelemente leichter zu verlagern sind. Das ebenfalls deutlich vermehrte Polplasmamaterial scheint leicht gallertig zu sein, dafür sprechen die mitgerissenen Dotterkörner. Die Anordnung der Dotterzonen zeigt gegenüber den vorhergehenden Stadien keine wesentlichen Unterschiede.

Mit Hilfe der Nadireaktion lassen sich diese Befunde bestätigen. Unmittelbar nach Abschluss der zweiten Reifungsprotuberanzen findet sich an beiden Eipolen eine umfangreiche Kalotte die sich intensiv bläut (Abb. 2 *a* und *b*). Ihre Grenzen sind unregelmässig. In verschiedenen Sektoren treten gegen den Aequator ausgezogene Schlieren auf. Alles deutet darauf hin, dass sich das Nadiplasma während der zweiten Reifungsprotuberanzen aus der Aequatorialzone zurückgezogen und im Polbereich gesammelt hat. Am animalen

Pol bleibt die Zone des Richtungsfleckes zunächst ungefärbt und die Hauptmasse des Nadiplasmas umgibt ihn als ringförmige Masse (Abb. 2 *c*). Im vegetativen Bereich ist eine zentrale Aussparung weniger deutlich und verschwindet bald. Vor und während der Bildung der ersten Furchungsspindel konzentrieren sich die beiden Polplasmen unter einem kleinen Rindenareal zu relativ dicken Massen (Abb. 3 *d* und 2 *d*). Dementsprechend fällt die Nadireaktion der Polplasmen in dieser Phase sehr stark aus. An zentrifugierten Keimen ergibt die Nadireaktion eine Bestätigung der Schnittbefunde. Nur der granuläre Teil des zentripetalen Plasmas reagiert stark positiv, während der Rest ungefärbt bleibt und ebensowenig reagiert wie die übrigen Zonen des Keimes.

So lässt sich die Phase der Vorkernbildung und der ersten Furchungsmetaphase folgendermassen kennzeichnen:

1. Durch eine geringere Vernetzung des Fibrillärplasmas, die gegen das Ende der Periode wieder zunimmt.

2. Durch eine Vermehrung und streng lokalisierte Anhäufung des subkortikalen Nadiplasmas in zwei polar gelegenen Arealen, die sich allmählich in zwei mehr oder weniger linsenförmigen, etwas gallertartigen Plasmamassen konzentrieren, den Polplasmen. Das gesamte Nadiplasma lässt sich auch in dieser Phase durch Zentrifugierung in einer Schicht des Keimes konzentrieren.

Es liegt nahe, unsere am Ei von Tubifex gewonnenen Resultate mit denjenigen zu vergleichen, die Raven u. Bretschneider (1942) und Raven (1945) am Ei der Schnecke Limnaea stagnalis festgestellt haben. Auch bei den Eiern von Limnaea bewirkt Zentrifugierung eine Schichtung des Eiinhaltes. Auf eine zentripetale Phosphatidkappe folgt eine Schicht « Hyalinplasma », die nach den Abbildungen und Text eine fibrilläre Struktur besitzt und die wohl dem Fibrillärplasma von Tubifex zu vergleichen ist. In der anschliessenden Schicht, die durch die sog. „α-Granula“ gekennzeichnet ist, lässt sich Indophenoloxydase, Benzidinperoxydase und Glykogen nachweisen. Sie ähnelt in dieser Hinsicht etwa der Schicht des Nadiplasmas von Tubifex, das ebenfalls reich an Indophenoloxydase ist. Ob sie aber entwicklungsmechanisch dem Polplasma entspricht, ist noch offen. Im zentrifugalen Teil des Eies findet sich der eiweisshaltige Dotter, ähnlich wie im zentrifugierten Ei von Tubifex.

Von besonderem Interesse ist der Befund von RAVEN, dass die Schichtbarkeit sich im Laufe der Reifung wesentlich verändert. Ob man aus der Schichtbarkeit auf die „Viscosität" des Eiplasmas schliessen kann, ist fraglich, denn bei Tubifex liegt zum Teil ein Maschenwerk von Plasmafibrillen vor, durch das die übrigen Plasmakomponenten getrieben werden. Ein solches Maschenwerk darf aber wohl kaum mehr als echte zähe Flüssigkeit im Sinne der physikalischen Viskositätsgesetze gelten. Bei Tubifex steigt die Vernetzung des Endoplasmas nach der 1. Reifungsteilung stark an und bleibt unverändert bis zum Ende der 2. Reifungsteilung. Dann sinkt sie auf ein Minimum bei der Bildung der Kopulationskerne, um dann wieder bei der ersten Furchungsmetaphase anzusteigen. Im Vergleich dazu nimmt die Schichtbarkeit bei Limnaea langsamer ab und erreicht ihr Maximum erst nach der 2. Reifungsteilung. Aehnlich wie bei Tubifex wird die Schichtbarkeit maximal auf dem Vorkernstadium. Es scheint, dass die Struktur dieser Phase relativ ähnlich bei Arbacia, Cumingia, Nereis, Limnaea und Tubifex ist. Dem gegenüber scheinen während der beiden Reifungsteilungen bei Limnaea und bei Tubifex keine rythmischen Zustandsänderungen aufzutreten, wie sie für Arbacia, Cumingia und Nereis von FRY und PARKS (1934) gefunden wurden.

Ein grundsätzlicher Unterschied zwischen Tubifex und Limnaea besteht in der Umordnung des Schichtenbaus, wie er durch die Zentrifugierung erzwungen wurde. Während nach den Angaben von RAVEN und BRETSCHNEIDER (1942, S. 269) im Verlauf einiger Stunden die Schichtung der Plasmakomponenten durch Plasmaströmungen wieder aufgehoben wird (einzig die Fettmasse bleibt grossenteils beisammen), erhält sich bei Tubifex die Plasma- und Dotterschichtung weitgehend bis zur ersten Furchungsteilung. Dieser günstige Umstand erlaubt es uns denn auch, Dislokationen des Polplasmamaterials mit der Zentrifuge durchzuführen. Entsprechende Versuche sind nach den Befunden von RAVEN bei *Limnaea* nicht möglich, da sie an der Beweglichkeit der Plasmakomponenten scheitern.

IV. POLPLASMABILDUNG BEI ZENTRIFUGIERTEN KEIMEN

a) *Nach starker Zentrifugierung.*

Wie wir gesehen haben, lässt sich das ganze Nadiplasma durch starke Zentrifugierung in einer Keimregion anhäufen. Nun bilden sich kurz vor der ersten Furchungsteilung an beiden Eipolen, dem animalen und dem vegetativen die Polplasmen. Es fragt sich, wie die Polplasmabildung bei zentrifugierten Keimen abläuft, bei

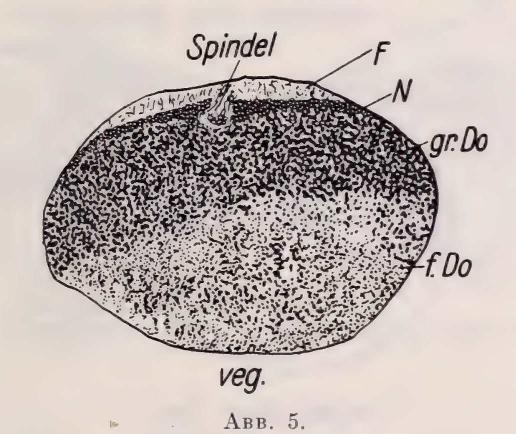


ABB. 5.
Anipetal auf dem Stadium der 2. Meiosespindel mit 1600 × g zentrifugierter Keim. Sofort nach Zentrifugierung fixiert.

denen vor der zweiten Reifungsteilung das ganze Nadiplasma an einen Eipol disloziert wurde. Die Frage lässt sich einwandfrei entscheiden an Hand der Serien, die auf dem Stadium der zweiten Meiosespindel mit 1600 facher Erdschwere axial zentrifugiert wurden und auf dem Stadium der Polplasmabildung fixiert worden waren.

1. *Axial zentrifugierte Keime.* — 18 anipetale Keime aus 6 Serien sowie 18 vegipetale aus ebenfalls 6 Serien standen zur Verfügung. Die grosse Mehrzahl der Keime wurde auf Schnitten untersucht, die übrigen Keime wurden der Nadireaktion unterworfen und farbig photographiert. Das Ergebnis ist bei allen axial zentrifugierten Keimen eindeutig. Es findet sich nur eine einzige Polplasmaanhäufung, bei den anipetalen Keimen am animalen

und bei den vegipetalen Keimen am vegetativen Pol. Das zeigen die Schnitte (Abb. 5) und die Befunde mit der Nadireaktion (Abb. 6). Das Polplasma bildet sich aus der Schicht des Nadiplasmas ohne wesentliche Lageveränderungen der Schichtung, die während der Zentrifugierung entstanden war (Abb. 7). Bei den axial zentrifugierten Keimen finden also zwischen der zweiten Meioseteilung und der ersten Furchungsmetaphase keine umfangreichen Plasmabewegungen statt. Einzig zwischen der ursprünglich ganz zentri-

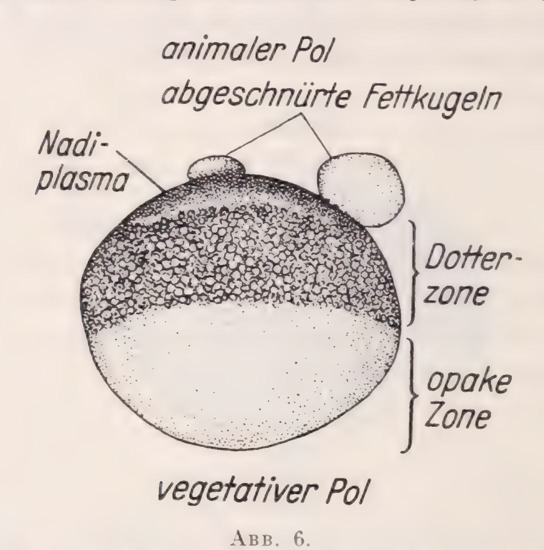


Abb. 6.

Lage des Nadiplasmas bei einem Keim, der auf dem Stadium der 2. Meiosespindel zentrifugiert und erst nach dem Erscheinen des Polplasmas fixiert wurde. Zeichnung nach einer Farbenphotographie (W. Huber del.).

petal gelegenen Lipoidschicht und dem Nadiplasma vollzieht sich ein gewisser Lagewechsel. Die Lipoidmasse gestaltet sich zu einem sphärischen Körper um und versinkt etwas in der Tiefe, während sich das Nadiplasma der Polrinde eng anschmiegt, ihr entlang kriecht und die dort liegende Lipoidmasse mehr oder weniger vollständig in die Tiefe drängt (Abb. 7 *a* und 7 *b*). Hier äussert sich eine deutliche positive Affinität des Nadiplasmas zur Polrinde. Am zentrifugalen Pol findet sich keine Spur von Nadiplasma, weder auf Schnitten noch nach der Nadireaktion am lebenden Keim. Somit kann keine Neubildung von Polplasma am zentrifugalen Pol erfolgen. Nur das vorhandene Nadiplasma liefert die Grundlage für die Vermehrung des Nadiplasmas zwischen

den Stadien I/3 und I/5. Es ist also möglich, experimentell Keime herzustellen, die entweder nur ein animales oder ein vegetatives Polplasma besitzen. Die Frage, wie weit sich solche Keime normal entwickeln können, sei im folgenden Abschnitt (V) erörtert.

2. *Aequatorial zentrifugierte Keime.* — Wesentlich anders entwickeln sich Keime, die auf dem Stadium I/3 aequatorial zentrifugiert wurden. Dass bei Eiern, die auf Gummi arabicum schwebend zentrifugiert wurden, die Schichtungsachse senkrecht

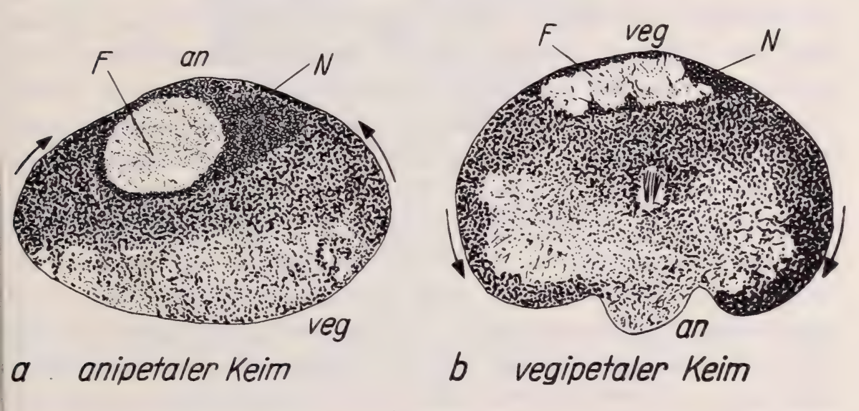


ABB. 7.

Polplasmabildung bei Keimen, die in der 2. Meioseteilung mit 1600 × *g* zentrifugiert wurden. *a*) Anipetaler Keim mit grosser Polplasmamasse, *b*) vegipetaler Keim mit kleiner Polplasmamasse. Pfeile geben die Konvergenzbewegung des groben Dotters gegen den animalen Pol an, die bei beiden Keimtypen auftritt. (Schnittbilder.)

zur Polachse in der Aequatorialebene des Eies verläuft, konnte mit Hilfe natürlicher Marken festgestellt werden (LEHMANN 1940). Die Ansatzstelle der Richtungsspindel (Abb. 4 *b*, Anh.), welche genau die Mitte des animalen Pols markiert, bleibt auch dann noch eine Weile erhalten, wenn die daran haftende Spindel durch die Zentrifugalkraft abgerissen wurde. Sie liegt bei Keimen, die auf Agar schwebend zentrifugiert werden, stets seitlich zur neuen Schichtungsachse. Bei diesen aequatorialen Keimen finden nun vom Stadium I/5 an stärkere Plasmaverlagerungen statt. Das Nadiplasma verschiebt sich der Eirinde entlang sowohl in der Richtung des früheren animalen als auch des vegetativen Pols. So bilden sich in der Polplasmaphase bei den aequatorialen Keimen meist unregelmässige Plasmaanhäufungen an beiden Polen. Dabei

erfährt die durch Zentrifugierung erzwungene Schichtung eine viel stärkere Verwerfung als bei den axial zentrifugierten Keimen.

Aus dem Vergleich der axial und der aequatorial zentrifugierten Keime ist zu schliessen, dass zwischen Polregionen der Rinde und dem subkortikalen Nadiplasma vom Stadium I/5 an starke positive Affinitäten bestehen. Wird das Nadiplasma durch Zentrifugierung in eine Polregion disloziert, so bleibt es dort liegen und häuft sich unmittelbar unter der Rinde an. Wird das Nadiplasma aequatorial verlagert, so kriecht es der Rinde entlang in die Polregionen, die Bereiche maximaler Affinität, zurück. Diese Befunde geben auch den Schlüssel für den Ablauf der Normalentwicklung. Im Stadium I/5 ist das Nadiplasma subkortikal noch fast bis in die Aequatorialregion ausgebreitet. In dieser Phase starker Ausbreitung scheint es sich zu vermehren. Hierzu sind die Bedingungen dank dem ausgedehnten Oberflächenkontakt mit dem angrenzenden Dotterbereich besonders günstig. Am Ende der zweiten Reifungsprotuberanzen kriecht es der Rinde entlang zu den beiden Polkappen, und zwar, wie wir jetzt annehmen können, dank einer besonderen Affinität zwischen Polrinde und Nadiplasma. Es ist dies wohl das erste Beispiel für die Wirksamkeit intrazellulärer Affinitäten, während interzelluläre, inter- und intrablastematische Affinitäten besser bekannt sind (Holtfreter u. a., siehe Lehmann 1946, § 93-98).

b) *Nach schwacher Zentrifugierung.*

Während durch 12-1600 fache Erdschwere eine sehr vollständige Schichtung der Plasmakomponenten erzwungen werden kann, wirkt 3-600 fache Erdschwere wesentlich anders. Eine Schichtung der Zytoplasmakomponenten ist auch bei diesen schwach zentrifugierten Keimen wohl angedeutet, aber sie weicht ab von derjenigen stark zentrifugierter Keime. Das zeigt sich sehr deutlich in der Verteilung von Plasma und Dotter. Als Beispiel diene der Keim Z.3.69, anipetal zentrifugiert auf Stadium I/3. Am animalen Pol befindet sich die Richtungsspindel, umgeben von wenigen Resten von Nadiplasma. Eine Lipoidkappe fehlt. Der zentripetale Bereich wird von einer sehr plasmaarmen Dotterzone erfüllt, während die zentrifugale Hälfte des Eies die Hauptmasse des Zytoplasmas enthält, durchsetzt von kleineren Dotterkörnern. Das Zytoplasma scheint granuläres und fibrilläres Plasma

in unregelmässiger Anordnung zu enthalten. Ein entsprechend zentrifugierter Keim der Serie Z.3.70 wurde einige Stunden nach der Zentrifugierung, auf dem Polplasmastadium konserviert

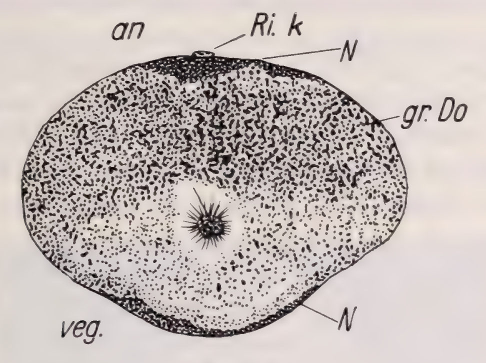


ABB. 8.
Polplasmabildung bei einem mit 540 × *g* anipetal zentrifugierten Keim. Weitere Erklärungen s. Text. Auch der vegetative Pol besitzt Polplasma.

TABELLE 1.

Entwicklungsleistungen anipetal und vegipetal zentrifugierter Keime nach verschieden starker Schwerewirkung.
(Angaben in %, stärkste Gruppe Kursiv.)

	Zahl der Keime	1. und 2. Furchungs-zyklus.		D-Zelle			2d-Zelle			Keimstreif		
		no.	ge-stört	no.	atyp.	fehlt	no.	atyp.	fehlt	no.	Reste	fehlt
Erdschwere 300-450 fach												
1. anipetal . .	11	27,2	72,8	75	25	—	*44,4*	33,3	22,3	*66,7*	33,3	—
2. vegipetal . .	7	57,4	42,6	100	—	—	*85,4*	14,6	—	*100*	—	—
Erdschwere 540-600 fach												
1. anipetal . .	12	33,4	66,6	*92,7*	8,3	—	24,9	*58,5*	16,6	25	25	*50*
2. vegipetal . .	24	12,8	87,2	33,3	33,3	33,3	14,1	33,2	*52,7*	22	7	*71*
Erdschwere 1200-1300 fach												
1. anipetal . .	15	19,9	80,1	*73,5*	19,9	6,6	*48,8*	26,6	26,6	*60*	—	40
2. vegipetal . .	11	9,1	90,9	27,3	18,5	*45,5*	9,1	—	*90,9*	20	20	*60*

(Abb. 8). Sowohl am animalen Pol als auch am vegetativen Pol hat sich eine deutliche Anhäufung von granulärem und stark basophilem Polplasma gebildet. Dabei hat sich die zentrifugale Plasmamasse gesondert in eine fibrilläre Zone mit dem Aster und eine granuläre unmittelbar an der vegetativen Polrinde anliegend. Versuche mit der Nadireaktion bestätigten diese Befunde. Schwach zentrifugierte Keime zeigten an beiden Polen auf dem Polplasmastadium eine deutliche Nadireaktion. In diesen Fällen hat wohl die Zentrifugierung auf dem Stadium I/3 zunächst zu einer gestörten Verteilung des Nadiplasmas geführt. Am zentrifugalen Pol haben sich Nadiplasma und Fibrillärplasma vermischt, am zentripetalen Pol befinden sich nur geringe an der Rinde haftende Reste; doch genügen diese offensichtlich als Bildungszentrum für Polplasmen, die auf dem Stadium I/6 erscheinen und sich von der Hauptmasse des fibrillären Plasmas abgesondert haben.

V. DIE ENTWICKLUNGSLEISTUNGEN ZENTRIFUGIERTER EIER IN FURCHUNG UND EMBRYONALENTWICKLUNG

Wir wissen bereits aus den Untersuchungen von Penners, dass die Polplasmen später in die Somatoblasten 2 *d* und 4 *d* eingehen und dass die Somatoblasten ihrerseits die ektodermalen und mesodermalen Keimstreifen bilden. Es stellt sich nun die Frage, wie Furchung und Embryobildung verlaufen, wenn die Lagerung der Plasmakomponenten durch Zentrifugierung wesentlich verändert wird. v. Parseval (1922) hat bereits versucht, dieses Problem abzuklären. Doch sind seine Befunde nicht eindeutig, da die Orientierung der Keime in der Zentrifuge von ihm nicht sicher ermittelt werden konnte. Erst mit Hilfe der in dieser Arbeit genauer dargelegten Methoden ist es möglich geworden, die Keime in bestimmter Orientierung zu zentrifugieren. Doch stellte sich der entwicklungsmechanischen Analyse auch jetzt noch eine unerwartete Schwierigkeit in den Weg. Zahlreiche zentrifugierte Keime furchten abnorm und bildeten später eine Blastula, bei der jegliche embryonale Differenzierung insbesondere die Keimstreifbildung unterblieb. Zunächst war es nicht klar, ob diese Fehlentwicklung speziell durch die Zentrifugierung bedingt war. Zahlreiche Beo-

bachtungen an mechanisch geschädigten und chemisch behandelten Keimen erwiesen jedoch, dass es sich hier um ein relativ unspezifisches und nicht seltenes Phänomen handelte, das allerdings bis jetzt noch nie näher beschrieben worden ist:

a) *Die furchungsbedingte Differenzierungshemmung.*

Das Tubifexei reagiert auf eine Reihe verschiedener Störungen mit Abnormitäten der Furchung. Quetschung der Eier beim Herausnehmen aus dem Kokon, kurz dauernde Behandlung mit

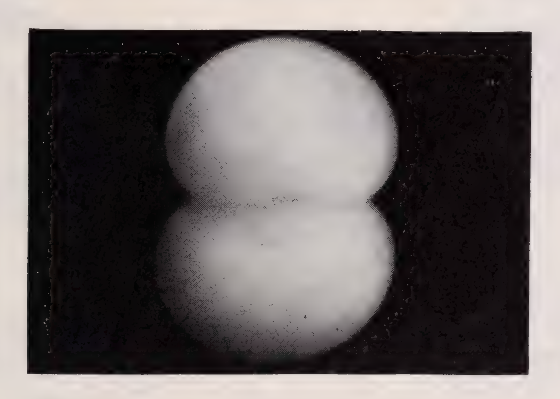


Abb. 9.
Typischer aequaler Zweizeller von Tubifex. Vergl. das entsprechende Normalstadium auf Abb. 2 *e*.

hypertonischen Salzlösungen, ferner die Einwirkungen verschiedener organischer Substanzen haben zur Folge, dass mehr oder weniger starke Abweichungen vom normalen Furchungsmuster erfolgen. Es treten aequale Zweizeller auf (Abb. 9), die sich entweder zu Zwillingsbildungen oder zu undifferenzierten Blastulae weiter entwickeln. Im letzteren Falle wird keine deutliche D-Zelle gebildet. Auch ein scheinbar normaler Zweizeller kann sich abnorm weiter entwickeln, indem sich die CD-Zelle aequal teilt. In diesen Fällen bilden sich meistens auch die charakteristischen Somatoblasten 2 *d* und 4 *d* nicht, sondern es entstehen mehrere kleinere Zellen, die Nadiplasma enthalten. (Abb. 10 *a*). Kommt es zu dieser Aufteilung des Polplasmas auf mehrere Zellen, so unterbleibt die Bildung von Keimstreifen regelmässig. Es wird also die embryonale Differenzierung unterdrückt, ohne dass Keimsubstanz verloren

gegangen wäre (Abb. 10 *b*). Diese furchungsbedingte Differenzierungshemmung kann nun nach unseren Befunden folgendermassen gedeutet werden: die ersten Furchungsschritte verteilen das Polplasma abnorm auf mehrere Zellen. Damit wird verhindert, dass es ausschliesslich in zwei grossen Somatoblasten angehäuft wird. Kleinere polplasmahaltige Zellen sind

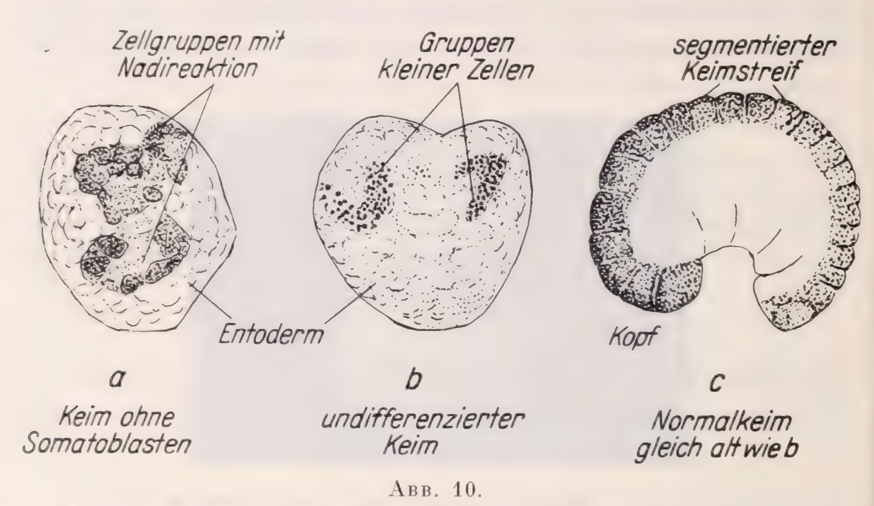


Abb. 10.

Atypische Entwicklung abnorm furchender Keime. (Zeichnungen nach Farbphotos.) *a*) Keime mit Gruppen von Nadizellen ohne Somatoblasten ca. 72 Stunden alt. Der gleichalte Kontrollkeim besitzt bereits Keimstreifen. *b*) Undifferenzierter Keim mit Gruppen kleiner Zellen gleichalt wie *c*) Normaler Keim ca. 96 Stunden alt (Temperatur 18°).

aber, aus uns noch völlig unbekannten Gründen, ausserstande Keimstreifen zu bilden. Diese Erklärung gilt auch für die zentrifugierten Keime. Sobald diese stark abnorm furchen, unterbleibt die Keimstreifbildung, furchen sie jedoch normal, dann entsteht auch ein Embryo. Es kann also das Ausbleiben der Differenzierung nur als Index für die Störung der Furchung gelten. Auf Grund der hier gegebenen Kriterien lassen sich die Keime aller Alterstufen klassifizieren (s. Tabelle 1). Auf dem Stadium des IV-Zellers lässt sich feststellen, ob eine normale D-Zelle vorhanden, zweifelhaft ist oder fehlt. Entsprechendes gilt für die 2 *d* Zelle und die Keimstreifbildung.

b) *Entwicklungsleistungen von axial zentrifugierten Keimen mit einem Polplasma.*

Wir haben im Abschnitt IV a gezeigt, dass es möglich ist, mit starker Zentrifugierung Keime herzustellen, die nur an einem Pol, entweder dem vegetativen oder dem animalen, ein Polplasma besitzen, während der normale Tubifexkeim stets zwei Polplasmen aufweist. Wie entwickeln sich Keime mit einem Polplasma? Die Versuche, die mit 12-1300 facher Erdschwere an Keimen *vor*

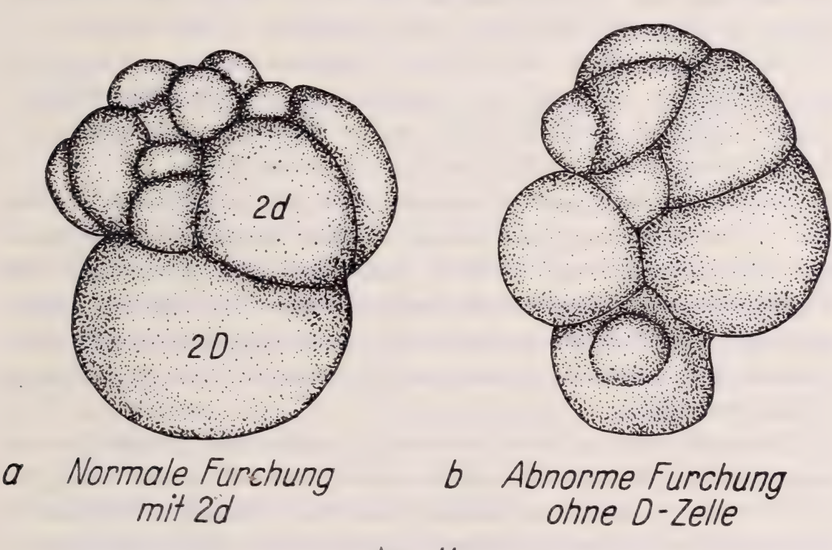


Abb. 11.

Zwei gleichalte Keime aus einer Serie mit mässiger Zentrifugierung (1200 × *g*). Keim *a*, anipetal zentrifugiert, hat sich nahezu normal gefurcht, er besitzt eine normale 2 *d*-Zelle. Keim *b* zeigt ein völlig atypisches Muster. Er wurde vegipetal zentrifugiert. (Ueberzeichnete Photos. W. Huber del.)

der 2. Reifungsteilung ausgeführt wurden, vermögen diese Frage zu beantworten (s. Tab. 1). Keime mit animalem Polplasma entwickeln sich wesentlich anders als Keime mit vegetativem Polplasma. Im Ganzen sind normale Entwicklungsleistungen bei anipetalen Keimen häufiger. Die ersten beiden Furchungszyklen sind etwas weniger gestört. Die D-Zelle wird bei einem Grossteil der Keime gebildet (Abb. 11 *a*), während sie bei fast der Hälfte der Vegipetalen nicht erkennbar ist, da hier ganz unregelmässige Zelltypen auftreten (Abb. 11 *b*). Die D-Zelle ist die Mutterzelle der 2 *d*-Zelle, des wichtigen ersten Somatoblasten. Bei den Anipe-

talen wird nun entsprechend der grösseren Häufigkeit der D-Zelle auch die 2 *d*-Zelle wesentlich häufiger gebildet als bei den Vegipetalen, bei denen die 2 *d*-Zelle meist nicht erkennbar ist. So ist auch zu erwarten, dass die Keimstreifbildung, die eng mit der Abschnürung der Somatoblasten verknüpft ist, bei den anipetalen Keimen häufiger zustande kommt. Leider sind die vorliegenden Zahlen sehr klein, aber der Grössenordnung nach stimmen sie überein mit den Befunden über die 2 *d*-Zelle. Einige wenige Resultate an Keimen, die mit 1600 facher Erdschwere zentrifugiert wurden, weisen in ähnliche Richtung. Zwei anipetale Keime bildeten D, 2 *d* und Keimstreifen, während drei Vegipetale desselben Kokons 2 *d* nicht bildeten und alle zu undifferenzierten Blastulae wurden. Acht Vegipetale einer 2. Serie waren ebenfalls nicht imstande, 2 *d* zu bilden. Auch sie blieben ohne Keimstreifen.

Damit ergeben unsere Befunde, dass die vegipetalen Keime sich in wesentlich grösserer Zahl abnorm entwickeln und meist der Keimstreifbildung unfähig sind. Bei dem Ausbleiben der Embryobildung handelt es sich wohl in erster Linie um furchungsbedingte Differenzierungshemmung, denn das vorhandene Polplasma wird von allem Anfang an in abnormer Weise auf mehrere Zellen verteilt.

Immerhin dürfte es nicht nur die Lage des Polplasmas am vegetativen Pole sein, die allein verantwortlich ist für die hohe Zahl der Anormogenesen. Es kann die Dislozierung der Polplasmen auch auf den wesentlich älteren Stadium der Bildung der Vorkerne (I/5) vorgenommen werden. Bei diesen Keimen sind Furchungsabnormitäten wesentlich seltener und dementsprechend auch die furchungsbedingte Differenzierungshemmung. Von 9 vegipetal, bei 1600 facher Erdschwere zentrifugierten Keimen bildeten 4 normale 2 *d*-Zellen und wurden später zu Embryonen. Vier Keime enthielten Keimstreifreste und nur ein einziger differenzierte sich gar nicht. Bei 5 Anipetalen waren die Störungen noch geringer. Nur ein Keim zeigte eine atypische 2 *d*-Zelle, während die vier anderen normale Somatoblasten und Embryonen bildeten.

Vergleicht man die Resultate an zentrifugierten Vorkernstadien mit der Reaktion der Meiosephase auf die Zentrifugierung, so zeigt sich, dass im Ganzen die Ausbeute an normal furchenden und normal entwickelten Keimen hier wesentlich grösser ist als

TABELLE 2.

Abhängigkeit der Embryobildung von der Lage des Nadiplasmas und dem zentrifugierten Entwicklungsstadium.

Zentrifugiertes Stadium	Orientierung der Keime	
	vegipetal	anipetal
2. Meioseteilung	0-10% normale Keime	ca. 50% normale Keime
Vorkernstadium	ca. 70% normale Keime	ca. 90% normale Keime

bei den Meiosekeimen. Es können also Furchungsstörungen und die furchungsbedingte Differenzierungshemmung nicht allein mit der einseitigen Lage des Polplasmas in Beziehung stehen. Wenn die Entwicklungsleistung der Vorkernstadien besser ist, als diejenige der Meiosekeime, so muss während der zweiten Reifungsprotuberanzen in den nicht zentrifugierten Keimen etwas geschehen, das die Entwicklungsleistung der als I/5 zentrifugierten Keime verbessert. Dieser Vorgang, der sich im Anschluss an die zweite Reifungsteilung abspielt, könnte der starke Vermehrungsprozess sein, der sich im subkortikal gelegenen Polplasma vollzieht (s. Abschnitt III *a-c*).

Nach Abschluss der zweiten Reifungsteilung ist, wie wir zeigten, wesentlich mehr Polplasma vorhanden als zu ihrem Beginn. Dabei erfolgt die Polplasmabildung in ausgedehnten Bereichen des animalen und des vegetativen Polfeldes, vermutlich unter Verwendung der im angrenzenden Dotter vorhandenen Reservestoffe. Wird nun das Polplasma schon vor der zweiten Meioseteilung an einem Pol angehäuft, so wird dadurch seine Kontaktfläche mit dem Dotter erheblich reduziert und es erscheint sehr wohl denkbar, dass dadurch auch seine Mengenentwicklung stark beeinträchtigt wird. Es ist also im allgemeinen zu erwarten, dass die zentrifugierten Meiosekeime auf dem Stadium der ersten Mitosespindel weniger Polplasma besitzen werden als die zentrifugierten Vorkernkeime. Ferner zeigen die Schnitte von vegipetalen und anipetalen Meiosekeimen, die auf dem Stadium der ersten Furchungsmetaphase fixiert wurden, Unterschiede in der Menge des Polplasmas (Abb. 7 *a*

u. 7 *b*). Die anipetalen Keime besitzen mehr Polplasma als die vegipetalen. Es scheint, als ob der Kontakt des Nadiplasmas mit der animalen Polrinde für die Vermehrung förderlicher sei als derjenige mit der vegetativen Polrinde. Ferner tritt eine Plasmaströmung auf, die nur gegen den animalen, nicht aber gegen den vegetativen Pol konvergiert.

Die erwähnten Befunde zwingen dazu, verschiedene Faktoren für den Bildungsmechanismus der Polplasmen und die Reaktion der zentrifugierten Keime verantwortlich zu machen. Erstens scheint die Menge des gebildeten Polplasmas die Entwicklungsleistung zu beeinflussen. Je weniger Polplasma vorhanden ist, umso wahrscheinlicher ist die atypische Entwicklung und die furchungsbedingte Differenzierungshemmung. Ist reichlich Nadiplasma vorhanden, so sind die Chancen für die Bildung von Somatoblasten und die Bildung von Keimstreifen wesentlich grösser. Dies kann die Unterschiede im Verhalten der zentrifugierten Meiose- und Vorkernkeime erklären.

Zweitens erscheint die Bildung von Polplasma im animalen Bereich der Meiosekeime besser abzulaufen als im vegetativen. Damit liesse sich die verminderte Entwicklungsleistung der vegipetalen Meiosekeime, die nur ein Polplasma besitzen, erklären.

Drittens scheint die Lage des Polplasmas am animalen Pol die Furchung weniger zu stören, als wenn es am vegetativen Pol liegt. Dies erklärt die Differenz zwischen anipetalen und vegipetalen Keimen sowohl des Meiose- als auch des Vorkernstadiums. Alle Versuche zeigen, dass sich ein Tubifexkeim mit einem einzigen Polplasma entwickeln kann.

c) *Entwicklungsleistungen schwach zentrifugierter Keime.*

Wie wir sahen, kann das gesamte Nadiplasma durch Zentrifugierung in eine bestimmte Keimregion disloziert werden. Keime mit einem einzigen Polplasma vermögen sich unter bestimmten Bedingungen normal zu furchen und Keimstreifen zu bilden.

Wir haben ferner schon gezeigt, dass bei schwach zentrifugierten Keimen keine vollständige Dislokation des Nadiplasmas an einen Eipol erzwungen werden kann, sondern dass beide Eipole Reste von Nadiplasma festhalten. Wenn nun die Verteilung der Pol-

plasmen einen massgebenden Einfluss auf den Ablauf der Furchung und der Embryobildung hat, dann muss sich auch die weniger gestörte Verteilung des Nadiplasmas in einer geringeren Zahl von Anormogenesen geltend machen. Dies ist in der Tat der Fall, wie Tabelle 1, S. 21, zeigt. Insbesondere bei Zentrifugierung mit 300—450 facher Erdschwere wird ein grösserer Anteil von normalen oder gestörten 2 *d*-Zellen gebildet und dementsprechend entwickelt sich auch die Mehrheit der zentrifugierten Keime zu Normalkeimen, obwohl auch hier anfänglich eine tiefgreifende Umlagerung von Dotter und Plasma erzwungen worden war. Bei 540—600 facher Erdschwere wird nach den Schnitten die Dislokation der Polplasmen nahezu vollständig. Dementsprechend nehmen die Störungen der Furchung erheblich zu und der Prozentsatz der normalen Embryonen vermindert sich wesentlich.

Somit sprechen auch die Befunde an schwächer zentrifugierten Keimen dafür, dass ein Zusammenhang besteht zwischen dem Grad der Ordnung der Polplasmen und dem Grad der Anormogenese.

VI. ERÖRTERUNG DER ERGEBNISSE

a) *Plasmastruktur und Genese der polaren Eiorganisation.*

Unsere Vorstellungen vom Feinbau der einzelnen Zellbestandteile, des Kerns, des Endoplasmas mit den Mitochondrien und den Chromidien, sowie der Zellrinde haben sich in den letzten Jahren sehr stark gewandelt. Zunächst neigte man dazu, z. B. die Zellrinde oder das Endoplasma als mehr oder weniger gleichartiges Molekulargefüge anzusehen (so z. B. die Schemata von J. W. Schmidt 1939 und Frey-Wyssling 1938). Erst die Beobachtungen der letzten Jahre legten immer mehr die Vorstellung nahe, dass zwischen der Stufe der Makromoleküle und der Stufe der Zellen eine weitere Organisationsstufe eingeschaltet sei, die Stufe der Biosomen (Lehmann 1947). Es handelt sich bei den Biosomen um geformte (kugelige, stäbchen- oder fadenförmige) Gebilde, die gerade an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen. Ihr Aufbau ist komplex, denn in den meisten Fällen scheinen sie Proteine, Nukleotide und Lipoide zu enthalten. Ausserdem dürften sie stets

Träger bestimmter enzymatischer Aktivitäten sein. Sie besitzen wohl alle eine genetische Kontinuität, d. h. sie können sich vermutlich nur durch Wachstum und nachfolgende Teilung vermehren. Diese Leistung rechtfertigt es, von „Biosomen" zu sprechen. Zu den Biosomen sind insbesondere zu rechnen: die mit Chromidien versehenen Fibrillen des Grundzytoplasmas der tierischen Eizellen (Monné), die Mitochondrien und die Chromonemata des Zellkerns. Gerade die Zentrifugierungsversuche an tierischen Eiern sprechen sehr zu Gunsten der Vorstellung, dass die einzelnen Plasmabereiche zum Teil aus biosomatischen Strukturelementen und nicht direkt aus Makromolekülen aufgebaut sind. Denn es kann eine weitgehende Sonderung der einzelnen Plasmakomponenten, wie z. B. in den vorliegenden Versuchen eintreten, ohne dass dadurch die Entwicklungsfähigkeit des Eies irgendwie beeinträchtigt zu sein braucht. Würden lebenswichtige Komplexe von Makromolekülen auseinandergerissen, wäre eine Normogenese unmöglich. Nimmt man dagegen an, dass nur die Biosomen entsprechend ihrem spezifischen Gewicht geschichtet werden, ohne in ihrer Struktur verändert zu werden, wird die Normogenese zentrifugierter Eier wesentlich verständlicher. Die Biosomen dürften ohne Schwierigkeit auch in der neuen Lage organisierte Verbände bilden, die funktionsfähig sind.

Auch in anderer Hinsicht, besonders in der Topogenese, zeigen die verschiedenen Bereiche der Eizellen entwicklungsmechanische Leistungen, die weitgehend an diejenigen ganzer Zellverbände erinnern. Das kann kaum anders gedeutet werden, als dass die Tätigkeit von Plasmabereichen, wie von zellulierten Keimbereichen, auf der Zusammenarbeit von Verbänden, und zwar in diesem Falle submikroskopischer, vitaler Bauelemente beruht.

Im folgenden sei der Versuch gemacht, die Struktur des Tubifex-Eies mit Hilfe der hier dargelegten Begriffe und Vorstellungen zu erörtern.

Beim frischabgelegten Ei von Tubifex lassen sich, abgesehen vom Dotter folgende Bereiche unterscheiden: die Rinde, das subkortikale Nadiplasma, das fibrilläre Plasma und der physiologische Kernbereich.

Die Textur der *Rinde* des Tubifex-Eies ist noch kaum erforscht. Sie ist jedenfalls viel weniger stabil als diejenige des Amphibien-Eies. Sie bricht sehr leicht zusammen, wenn sie, wie ich feststellte,

mit hydrophoben Stoffen, wie Oel oder Paraffin in Kontakt kommt, während Berührung mit hydrophilen Grenzflächen, wie Glas oder Agar wirkungslos ist. Sie scheint demnach reich an Lipoiden zu sein. Die grosse Dehnbarkeit der Rinde während der Stadien der Reifungsprotuberanzen lässt ebenfalls einen Aufbau aus Strukturen vermuten, die eine Menge von Phosphatiden enthalten (vergl. J. W. Schmidt 1939, Holtfreter 1946). Ueber den Anteil fibrillärer Elemente ist noch nichts bekannt.

Die Struktur der Rinde ist regional verschieden. Animale und vegetative Kalotte erscheinen auf Schnitten dicker und haben die Tendenz, nur kleine Zellen abzuschnüren (Lehmann 1946). Die Aequatorialzone ist dünnwandiger und begünstigt die Abschnürung grosser Zellen. Zudem finden sich 10—15 meridional von Pol zu Pol verlaufende Verstärkungen, welche die Oberflächenstruktur während der Reifung der ersten Furchungsprotuberanzen massgebend beeinflussen. Die Rinde des Tubifex-Eies ist demnach deutlich differenziert und dies sollte sich einmal auch aus der Textur der supramicellaren Bauelemente ablesen lassen.

Das subkortikale Nadiplasma zeigt während der ersten Entwicklungsphasen die grössten Veränderungen in seiner Lage und in seiner Masse. Anfänglich weit gegen den Aequator in den beiden Polfeldern ausgebreitet, ziehen sich die Plasmen nach der 2. Reifungsteilung zu linsenförmigen Massen zusammen. Dabei üben die beiden Polfelder der Rinde auf die beiden Polplasmen eine deutlich anziehende Wirkung aus. Wenn wir die Terminologie Holtfreters (s. a. Lehmann 1945, §93-98) anwenden, können wir sagen, dass nach der Vorkernkopulation eine positive Affinität zwischen den Polbereichen und dem Nadiplasma auftritt. Zudem hat das Nadiplasma die Tendenz sich zu einer Masse zusammenzuziehen, die eine möglichst kleine Kontaktfläche mit dem übrigen Endoplasma besitzt. Wir können diesen bezeichnenden Zustandswechsel nur konstatieren, ohne ihn weiter zu erklären. Unter der Einwirkung antimitotischer Stoffe kann das Polplasma in unregelmässige Fetzen zerfallen. Es müssen also normalerweise besondere Faktoren existieren, die den Zusammenhalt der Bauelemente in den beiden Plasmamassen garantieren.

Die Zentrifugierung auf jungen Reifungsstadien ergibt eine kleinere Schicht Nadiplasma, als nach Ablauf der Reifung. Ferner kann es an dem Eipol, von dem es durch Zentrifugierung völlig

entfernt wurde, nicht neu gebildet werden. Demnach scheint das Nadiplasma schon von den jüngsten Stadien an eine segregierte Plasmakomponente mit zahlreichen Biosomen zu sein. Es unterscheidet sich zudem vom fibrillären Plasma oder Plastin durch seinen Gehalt an grösseren basophilen Granula. Unter der Einwirkung eines Kernbereiches bildet es keine Asterfasern, ist aber trotzdem fähig z. B. auf dem Stadium I/6 eine gallertartige Struktur anzunehmen.

Das Nadiplasma von Tubifex zeigt in Topik und Topogenese Aehnlichkeiten mit dem Plasma des gelben Halbmondes der Ascidien. Auch dieses ist nach Dalcq (1938) zunächst in einem grösseren Areal subkortikal ausgebreitet und kommt erst nach Bildung der Befruchtungsmembran in seine definitive Lage. Dieses Plasma gibt nach Ries (1939) eine sehr starke Nadireaktion, die erhalten bleibt bis zum Stadium der Muskeldifferenzierung. Somit scheint auch hier ein frühzeitig segregiertes Plasma mit besonderen Qualitäten vorzuliegen. Ob es sich in den ersten Entwicklungsphasen noch stark vermehrt, ist unbekannt, ebenfalls die Faktoren, die seine definitive bilaterale Anordnung bestimmen.

Frühzeitig segregierte und histochemisch nachweisbare Plasmen sind bisher nur in geringer Zahl bekannt geworden (Ctenophoren, Anneliden, Reverberi und Pittotti 1940, Ascidien, Ries 1939). Beim Ei der Echinodermen scheinen sie völlig zu fehlen. Hier ist die Eirinde Trägerin der wichtigsten determinativen Faktoren.

Das fibrilläre Plasma dürfte im Gegensatz zum Nadiplasma keine spezifisch determinativen Funktionen besitzen. Es findet sich in allen Zellen und muss wohl eher als ein Bestandteil des Grundzytoplasmas angesprochen werden. Seine Rolle bei topogenetischen Vorgängen scheint wesentlich zu sein. Es ist schon von Anfang an im Ei in grösserer Menge vorhanden, bildet zunächst aber noch kein stabiles Maschenwerk. Erst im Lauf der Reifungsteilungen erfolgt eine stärkere Vernetzung seiner supramicellaren Fibrillen. Auf dem Stadium der Vorkerne lockert sich die Vernetzung wieder sehr stark, was vor allem aus der Schichtbarkeit der Plasmakomponenten abgelesen werden kann, wenn sie der Zentrifugierung unterworfen werden. Es scheint mir den Verhältnissen nicht zu entsprechen, wenn man hier von Viskositätsänderungen spricht. Nicht nur Strukturfunktionen sind für das

fibrilläre Plasma charakteristisch, sondern auch seine dotterverdauende Tätigkeit. Dort wo wenige Dotterkörner mit reichlich Plasma in Berührung sind, verkleinern sie sich rasch, während Dottermassen in zentrifugierten Eiern, die mit abnorm wenig Plasma in Kontakt sind, kaum Dotterabbau zeigen.

Eine besondere Beziehung besteht zwischen dem Kern und dem fibrillären Plasma. Das dem Kern unmittelbar benachbarte fibrilläre Plasma bildet mit dem Kern zusammen den „physiologischen Kernbereich". Ein Kern, der seines Plasmas beraubt ist, vermag seinen Funktionszyklus nicht weiterzuführen (LEHMANN 1946). U. a. können sich die Asterstrahlungen nicht entwickeln, wie übrigens auch im Nadiplasma nicht. Kommt die Spindel in Berührung mit dem Bereich zentrifugierter Phosphatide, so wird ihre Struktur teilweise aufgelöst. Demnach ist das dem Kern benachbarte fibrilläre Plasma von grosser Bedeutung für den normalen Ablauf des mitotischen Strukturwechsels.

Im Ganzen muss also das fibrilläre Plasma als Träger wichtiger Grundfunktionen der Zelle angesehen werden: der strukturellen Stabilität, der Dotterverdauung und als Komponente der mitotischen Aktivität.

b) *Die Genese der Polplasmen und das Problem der ooplasmatischen Segregation.*

Die im vorhergehenden Abschnitt gegebene Uebersicht bestätigt und erweitert die Befunde von PENNERS, dass dem Ei von Tubifex eine charakteristische Organisation eigen ist. Diese zeigt während und nach den Reifungsteilungen tiefgreifende Wandlungen. Die Frage stellt sich ob Analoges bei näher und ferner verwandten Eitypen auftritt.

Der Vorgang der Aussonderung von Eiplasmen (der ooplasmatischen Segregation nach COSTELLO 1945) kann bei Spiraliern vor der Reifung (Dentalium nach E. B. WILSON) während oder nach ihr (Myzostoma DRIESCH, Limnaea nach RAVEN 1945) ablaufen (s. a. WILSON 1925, S. 1097). Auch bei den Ascidien ist die Periode der Reifungsteilung und der Vorkernkopulation von tiefgreifenden Umlagerungen der segregierten Plasmabereiche begleitet (CONKLIN, DALCQ). Neuerdings wurde auch für die Amphibien von PASTEELS festgestellt, dass die Bildung des grauen Halbmondes, die nach dem Eindringen des Spermas erfolgt, von

plasmatischen Bewegungen begleitet ist, die zu einer Stabilisierung der plasmatischen Organisation führen.

Vorgänge, die als ooplasmatische Segregation bezeichnet werden können, finden sich demnach bei verschiedenen Eitypen von Spiraliern und Chordaten. Z. T. können die ausgesonderten Plasmen mit Hilfe histochemischer Reaktionen oder besonderer zytoplasmatischer Einschlüsse erkannt werden. Es handelt sich hier aber nicht um „plasmatische Stoffe", wie die Bezeichnung ursprünglich lautete. Es sind vielmehr komplexe Verbände vermutlich supramicellarer Strukturelemente von Biosomen, die sich umlagern und dem Ei entweder eine polare oder eine bilaterale Organisation aufprägen. Es bildet dieses Geschehen nach meiner Auffassung eine ausgesprochene Analogie zum Verhalten der Myxomyceten. Hier scharen sich zahlreiche einzelne amöboide Zellen zu einem Einheitsgebilde zusammen, das als Ganzes topogenetische und determinative Veränderungen durchmacht. In den erwähnten tierischen Eiern spielen sich entsprechende Reaktionen in einer anderen Grössenordnung, nämlich in intracellulären Bereichen, ab. Die Einzelelemente sind hier nicht Zellen, sondern supramicellare Gebilde, die gerade an der Grenze der mikroskopischen Sichtbarkeit liegen. Diese Elemente bilden ihrerseits Verbände, die ausgesprochenen Systemcharakter haben: die Rinde, die Polplasmen, das fibrilläre Plasma und den physiologischen Kernbereich. Zwischen diesen Verbänden können sich bei Tubifex, wie wir gezeigt haben, auch induktive und topogenetische Wechselwirkungen wie beim vielzelligen Embryo abspielen. Es erscheint als eine viel zu grosse Vereinfachung,wenn für dieses verwickelte Geschehen nur „organbildende Stoffe" oder nur „Diffusionseffekte" (Costello) als wirksame Hauptfaktoren postuliert werden. Vielmehr handelt es sich hier um „intracelluläre Systemreaktionen, die analogen Gesetzmässigkeiten zu gehorchen scheinen, wie die Entwicklungsleistungen ganzer Zellverbände.

Die Anwendung der entwicklungsmechanischen Terminologie, die noch nichts über die physikalischen und chemischen Faktoren praejudiziert, ist deshalb momentan am angemessensten. Wichtig wird es sein, die phasenspezifischen Zustandsänderungen dieser Systeme, wie wir dies für Tubifex begonnen haben, genauer zu fassen und Struktur und Verhalten der supramicellaren Struktur-

elemente, die vermutlich die Grösse mittlerer bis grosser Viren haben, genauer aufzuklären. Hierbei dürfte das Elektronenmikroskop wertvolle Dienste leisten.

c) *Die Polplasmen und die Furchung.*

Bei den Amphibien besteht keine enge Beziehung zwischen der Furchung und der Lage der grossen Plasmabereiche. Die Plasmen werden auf zellreiche Blasteme verteilt, die sich weiterhin als grosse supracelluläre Einheiten weiter entwickeln. Bei Tubifex dagegen gelangt die Hauptmasse der Polplasmen der Reihe nach in die Zellen D, 1 D, 2 *d* und 2 D, 3 D und 4 d. Zu Beginn der Embryobildung sind die Polplasmen nur in zwei Zellen, den beiden Somatoblasten, bezw. ihren direkten Abkömmlingen angehäuft. Wird das ganze Plasma einer solchen Zelle entfernt (Penners), so erweist es sich als unersetzlich. Ebenso unersetzlich ist übrigens die ganze Randzone eines Amphibienkeims oder der praechordale Bereich des Organisators, ohne dass dieser Befund zum Schluss geführt hätte, der Amphibienkeim sei ein Mosaikkeim. Als ebenso wenig berechtigt erscheint es mir deshalb, die Tubifexentwicklung auf Grund der oben angeführten Feststellung von Penners als Mosaikentwicklung zu bezeichnen. Eine endgültige Entscheidung wird erst dann möglich sein, wenn die Polplasmen nur teilweise entfernt bezw. verlagert werden, wie es Conklin bei den Plasmen der Ascidien mit Hilfe der Zentrifugierung durchgeführt hat (Conklin 1931). In entsprechender Weise lassen sich die Ergebnisse der hier dargestellten Zentrifugierungsexperimente auswerten.

Die Dislokation des Nadiplasmas mit Hilfe der Zentrifuge schafft veränderte Ausgangsbedingungen für die weitere Entwicklung. Im experimentellen Teil habe ich gezeigt, dass die einseitige Anhäufung des Nadiplasmas an einem Pol, die zur Bildung eines einzigen Polplasmas führt, die Normalentwicklung in einer ganzen Anzahl von Fällen zulässt. Das animale und das vegetative Nadiplasma können demnach sehr frühzeitig gemischt werden, ohne dass daraus zwangsläufig eine Anormogenese folgen muss. In der weiteren Entwicklung können normale Somatoblasten und Keimstreifen entstehen. Die Extirpationen von Polplasmen am Ei von Clepsine (Leopoldseder) können nicht verglichen werden, da die operierten Keime nicht zum Embryonalstadium gelangten.

Die Menge des Nadiplasmas spielt eine Rolle. Je reichlicher es vorhanden ist, um so grösser ist die Aussicht, dass die Furchung normal verläuft. Es scheint, dass vor allem das animale Polplasma die Vermehrung des Nadiplasmas während der Meiosephase stärker fördert als die vegetative Polrinde (s. S. 25 ff.). Ferner begünstigt die Lage des Nadiplasmas am animalen Pol die normale Furchung mehr als die entsprechende Anhäufung am vegetativen Pol.

Es sind also für den normalen Furchungsablauf und die Somatoblastenbildung mehrere Faktoren verantwortlich: die Lage und Masse der Polplasmen, die Wechselwirkung zwischen Rinde und Polplasma und eine qualitative Differenz zwischen beiden Rindenfeldern. Doch genügen diese Faktoren nicht, um eine Normogenese zu garantieren. Auch bei normalen Ausgangsbedingungen kann durch Erzwingung einer aequalen ersten Furchungsteilung die Entwicklung abnorm werden. Im Gegensatz zur Angabe von Penners (1924) ergaben in unseren Versuchen bei weitem nicht alle aequalen Zweizeller Doppelbildungen. Vielmehr kann die Furchung atypisch weiterlaufen, es bilden sich keine Somatoblasten und die Embryobildung unterbleibt. Diese furchungsbedingte Differenzierungshemmung erfolgt stets dann, wenn die Polplasmen nicht auf zwei Somatoblasten, sondern auf mehrere kleine Zellen verteilt werden. Diese kleinen Zellen sind jedoch der Keimstreifbildung unfähig.

Welche Faktoren für das Zustandekommen der Somatoblasten während der Furchung verantwortlich sind, lässt sich noch nicht sagen. Immerhin scheint hierbei eine rhythmische Zustandsänderung des Keimplasmas wie sie u. a. auch von Penners (1931) postuliert wird, eine wichtige Rolle zu spielen. Das lässt sich auch aus den Beobachtungen von Pasteels (1934) an aktivierten Chaetopterus-Eiern ablesen. Diese Keime entwickelten sich nach der Aktivierung ohne Furchung, wobei in charakteristischem Rhythmus ein Monasterzyklus ablief. Dabei zeigte die Topogenese der Oberfläche dieser Keime entsprechende Bilder wie diejenige der normal furchenden Kontrollkeime. In der Mikromerenphase bildeten sich am animalen Pol kleine und zahlreiche Lobulationen, in den Phasen, in denen normalerweise die Zellen 2 *d* und 4 *d* abgeschnürt würden, zeigten sich grosse Pollappen am vegetativen Pol. Es wechselt also die Tendenz, kleine Mikromeren zu bilden rhythmisch mit derjenigen zur Abschnürung

grösser Zellen. Auch die Lokalisation der Oberflächentätigkeit ist charakteristisch und erscheint als weitgehend unabhängig vom Kernapparat.

Diese rhythmisch auftretenden Verformungen bestimmter Bereiche des Keimes und ihr phasenspezifisch verschiedener Charakter müssen als Ausdruck eines wechselnden Funktionszustandes des Keimplasmas betrachtet werden. Er dürfte eine wichtige Rolle bei der Bestimmung des Furchungsmusters spielen. Wie weit die Eirinde und die Lage bestimmter Plasmen sowie die Stellung der Mitosefiguren eine Rolle spielen, ist noch nicht abgeklärt. Dass die genannten Faktoren beteiligt sein könnten, wird durch meine Beobachtungen am Tubifexkeim wahrscheinlich gemacht (Lehmann 1946). Ist die Reifungsspindel im Kontakt mit den Polbereichen, werden kleine Zellen abgeschnürt, kommt sie in Kontakt mit der Aequatorialzone, so bilden sich grosse Zellen. Ferner spielen die beiden ersten Furchungsteilungen eine entscheidende Rolle bei der Bildung der wichtigen D-Zelle. Diese Beobachtungen geben der weiteren experimentellen Analyse Anhaltspunkte. Die Frage wird vor allem sein, welche Faktoren für die Bildung der Somatoblasten 2 *d* und 4 *d* massgebend sind. Jetzt schon lässt sich sagen, dass die Entwicklung des Eies von Tubifex vom Einzeller bis zur Bildung des 2. Somatoblasten in keiner Weise starr festgelegt ist, sondern dass sie nur unter ganz bestimmten Bedingungen zu Stande kommt. Es müssen demnach hier wichtige epigenetische Faktoren eine Rolle spielen.

d) *Somatoblasten, Embryobildung und Differenzierung.*

Sehr überraschend war der Befund, dass bei Tubifex als Folge einer atypischer Polplasmaverteilung während der Furchung eine vollkommene Differenzierungshemmung auftreten kann. Während beim Amphibienkeim Isolate aus der Randzone und dem vegetativen Bereich auch bei abnormer Topogenese differenzierungsfähig sind, besitzt das Polplasma nur ein Differenzierungsvermögen, wenn es in typischen Somatoblasten angehäuft wird. Es ist also falsch, die Tubifexentwicklung als Mosaikentwicklung anzusprechen. Denn die Somatoblastenbildung ist auf dem Stadium des Ein- oder Zweizellers noch nicht endgültig bestimmt, und damit ist auch die embryonale Differenzierung nicht endgültig determiniert. Demnach ist die embryonale Differenzierung bei

Tubifex noch ausgesprochener epigenetisch als bei Amphibien, wo sie immerhin von der normalen Topogenese weitgehend unabhängig ist.

Diese Feststellungen mögen überraschen angesichts der vielen Angaben der Literatur, die alle den reinen Mosaikcharakter der Spiralierentwicklung, insbesondere der marinen Formen, zu belegen scheinen. Die Verhältnisse sind jedoch bei den untersuchten marinen Typen anders als bei Tubifex. Bei Tubifex ist es möglich, mit Hilfe der Zentrifugierung die Wechselwirkungen zwischen der Rinde und den verschiedenen Zytoplasmasorten sowie den Spindeln zu stören. Daraus ergeben sich die gefundenen Anormogenesen und die Hemmung der Differenzierung. Bei sehr vielen Spiraliereiern ist es dagegen bis jetzt noch nicht gelungen, die genannten Faktoren zu dissoziieren. Vor allem ist noch nicht abgeklärt, wie weit bestimmte Entwicklungsfaktoren in der Rinde lokalisiert und damit der Zentrifugenwirkung entzogen sind. Auch das Regulationsvermögen des Endoplasmas ist in den meisten Fällen noch genauer abzuklären. Bei Limnaea ist es z. B. sehr gross (RAVEN). Ferner muss beachtet werden, dass die Eier mancher Spiralier recht unempfindlich gegen mechanische Störungen, und damit auch gegen die Zentrifugierung sind. Dies dürfte vor allem für Eier gelten, die ins offene Meerwasser abgelegt werden. Demgegenüber sind die mechanisch empfindlichen Tubifex-Eier in der Natur gegen Einwirkungen von aussen relativ gut geschützt, da sie vom Kokon umhüllt im Sand vergraben werden. Bei der weiteren vergleichenden Analyse der Spiralierentwicklung wird man die besonderen oekologischen Verhältnisse, unter denen die Eier abgelegt werden, berücksichtigen müssen. Jedenfalls dürfte der Fall des Spiraliers Tubifex jetzt schon klar machen, dass streng determinierte Furchung und Mosaikentwicklung nur unter ganz bestimmten Verhältnissen auftreten und dass eine Dissoziation bestimmter entwicklungsmechanischer Korrelationen darauf hinweist, es seien auch bei Spiraliern z. T. noch unbekannte epigenetische Entwicklungsfaktoren zu erwarten.

Als besonderer Umstand muss gewertet werden, dass die Plasmen in den einzelnen Zellen isolierte Systeme bilden, wenigstens so lange die Furchung dauert. Dies ist weder bei den Echinodermen noch bei den Amphibien in so ausgesprochener Weise der Fall. Worauf diese Verschiedenheit beruht, dass bei Spiraliern eher

zelluläre autonome Systeme und bei den Amphibien Verbände mehrerer Zellen als Einheiten funktionieren, ist unbekannt.

Der scheinbar reine Mosaikcharakter der marinen Formen der Spiralier äussert sich vor allem in der Bildung frühlarvaler Organe. Deren Differenzierung scheint sehr früh festgelegt zu sein (Nowikoff, Wilson). Aehnlich verhält es sich auch mit den Tendenzen zur Bildung von Flimmerepithel (Lindahl) bei Echinodermen- und Haftnapfepithel bei Anurenkeimen (Holtfreter). Diese werden auffallend früh segregiert bei den im übrigen so gut regulierenden Keimen. Gerade diese larvalen Bildungen fehlen bei Tubifex. Umgekehrt wurden bei Tubifex die definitiven Organe, die aus den Somatoblasten hervorgehen, genauer untersucht, während eben über die Entwicklungsmechanik dieser Organe bei den marinen Formen wenig bekannt ist. Diese Differenzen, die in ihrer ganzen Tragweite noch nicht voll zu übersehen sind, erlauben es im jetzigen Moment nicht, die Resultate an Tubifex mit denen an marinen Formen genauer zu vergleichen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Entwicklungsphysiologie der Polplasmen des Eies von Tubifex wird mit Hilfe von drei neuen Methoden analysiert : der Züchtung einzelner Eier in einer geeigneten Salzlösung, der orientierten Zentrifugierung von Reifungsstadien und der Indophenoloxydasereaktion (Nadireaktion).

2. Die Entwicklung der Polplasmen wird an normalen und an zentrifugierten Keimen von der 1. Reifungsteilung bis zur 1. Furchungsteilung untersucht.

3. Durch starke axiale Zentrifugierung kann alles Polplasma an einen Eipol disloziert werden. Keime mit nur einem Polplasma können normale Embryonen bilden oder zu undifferenzierten Keimen werden. Die Entwicklungsleistung hängt ab von der Orientierung der Keime in der Zentrifuge und vom zentrifugierten Entwicklungsstadium.

4. Schwache Zentrifugierung lässt Polplasmabildung an beiden Eipolen zu. Die Normalentwicklung solcher Keime ist relativ wahrscheinlich.

5. Die Organisation des Eies von Tubifex und die Struktur seiner wichtigsten Bereiche wird diskutiert. Es werden alle Beobachtungstatsachen angeführt die, dafür sprechen, dass diese Bereiche aus elementaren Einheiten von genetischer Kontinuität, den „Biosomen“ bestehen.

6. Die Sonderung besonderer Eiplasmen (ooplasmatische Segregation) muss als Leistung komplexer Verbände von Biosomen und nicht als rein physikalisch-chemische Reaktion von Stoffaggregaten behandelt werden.

7. Die Polplasmabildung, sowie die Furchung und Somatoblastenbildung bei Tubifex ist keine Mosaikentwicklung, denn sie kommt nur unter ganz bestimmten Bedingungen zu Stande.

8. Abnorme Furchung verhindert die Bildung eines Embryos, ohne dass Nadiplasma verloren zu gehen braucht. Diese furchungsbedingte Differenzierungshemmung weist auf den epigenetischen Charakter der Tubifexentwicklung hin.

9. Es wird der Gegensatz hervorgehoben, der zwischen den Spiraliertypen mit mosaikartig festgelegten Larvencharakteren und der direkten Tubifexentwicklung ohne besondere larvale Differenzierungen besteht.

LITERATURVERZEICHNIS

1905. Conklin, E. G., *Mosaic Development in Ascidian Eggs*. Journ. Exp. Zool. 2.

1931. — *The development of centrifuged eggs of ascidians*. Journ. Exp. Zool. 60, 1-80.

1939. Costello, D. P., *Some effects of centrifuging the eggs of nudibranchs*. J. Exp. Zool., 80, 473-499.

1940. — *The fertilizability of nucleated and non-nucleated fragments of centrifuged Nereis eggs*. J. Morph., 66, 99-114.

1945. — *Experimental studies of germinal localization in Nereis. I. The development of isolated blastomeres*. J. Exp. Zool., 100, 19-66.

1945. — *Segregation of ooplasmic constitutents*. Elisha Mitchell Scientif. Soc., 61, 277-289.

1938. Dalcq, A., *Etude micrographique et quantitative de la mérogonie double chez Ascidiella scabra*. Arch. de Biol., 49.

1930. Hämmerling, J., *Vergleichende Untersuchungen über Regeneration, Wachstum und Embryonalentwicklung bei Tubifex.* Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool., 48, 349-384.

1931. Hatt, P., *La fusion expérimentale d'œufs de « Sabellaria alveolata » et leur développement.* Arch. Biol., 42, 303-323.

1932. —— *Essais expérimentaux sur les localisations germinales dans l'œuf d'un Annélide (sabellaria alveolata).* Arch. d'Anat. microsc., 28.

1946. Huber, W., *Der normale Formwechsel des Mitoseapparates und der Zellrinde beim Ei von Tubifex.* Rev. suisse de Zool. 53 468-474.

1938. Lehmann, F. E., *Zustandsänderungen im Ei von Tubifex während der Reifungsteilungen.* Arch. f. exp. Zellforschung, 22, 271-275.

1939. —— und W. Lotmar, *Volummessungen an Tubifex-Eiern.* Rev. suisse de Zool., 46, 391-398.

1940. —— *Polarität und Reifungsteilungen bei zentrifugierten Tubifex-Eiern.* Rev. suisse de Zool., 47, 177-182.

1941*a*. —— *Die Indophenolreaktion der Polplasmen von Tubifex.* Naturwiss., 29.

1941*b*. —— *Die Lagerung der Polplasmen des Tubifex-Eies in ihrer Abhängigkeit von der Eirinde.* Naturwiss., 29.

1941*c*. —— *Die Zucht von Tubifex für Laboratoriumszwecke.* Rev. suisse de Zool., 48, 559-561.

1941*d*. —— *Die Bedeutung von Eirinde und Polplasma für die Bildung der Somatoblasten und des Embryos von Tubifex.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges., Basel, 164-166.

1944. —— und Huber, W. *Beobachtungen an Tubifex über die Bildung von Doppeleiern bei der zweiten Reifungsteilung und die Frage der Entstehung ovozytärer Zwillinge.* Arch. Julius Klausstiftung, 19, 473-477.

1945. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser, Basel.

1946. —— *Mitoseablauf und Bewegungsvorgänge der Zellrinde bei zentrifugierten Keimen von Tubifex.* Rev. suisse de Zool., 53, 475-480.

1946. —— und Hadorn, H. *Vergleichende Wirkungsanalyse von zwei antimitotischen Stoffen, Colchicin und Benzochinon, am Tubifex-Ei.* Helv. Physiol. et Pharmacol. Acta, 4, 11-42.

1947. —— *Ueber die plasmatische Organisation tierischer Eizellen und die Rolle vitaler Strukturelemente, der Biosomen.* Rev. suisse de Zool., 54.

1931. Leopoldseder, F. *Entwicklung des Eies von Clepsine nach Entfernung des vegetativen Polplasmas.* Z. Zool., 139, 201-248.

1941. Lindahl, P. E. *Ueber experimentell hervorgerufene „Riesenrichtungskörperchen" sowie Bemerkungen über das Ovarialei des Seeigels Strongylocentrotus droebackiensis.* Acta Zoologica 22.

1932. Mori, Y., *Entwicklung isolierter Blastomeren und teilweise abgetöteter Keime von Clepsine sexoculata.* Z. Zool., 141.

1932. Müller, K. J., *Ueber normale Entwicklung, inverse Symmetrie und Doppelbildungen bei Clepsine sexoculata.* Z. Zool., 142, 425-491.

1938. Novikoff, A. B., *Embryonic determination in the Annelid, Sabellaria vulgaris.* I. *The differentiation of ectoderm and endoderm when separated through induced exogastrulation.* Biolog. Bull. 74.

1939. —— *Surface changes in unfertilized and fertilized eggs of Sabellaria vulgaris.* J. Exp. Zool. 82.

1940. —— *Morphogenetic substances or organizers in annelid development,* J. Exp. Zool., 85, 127-155.

1922. Parseval, M. v., *Die Entwicklung zentrifugierter Eier von Tubifex rivulorum Lam.* Roux'Arch. 50.

1930. Pasteels, J., *Les effets de la rupture de la balance des chlorures de l'eau de mer sur l'œuf de Pholade « Barnea candida ».* I. *Analyse des premiers stades du développement.* II. *Etude de l'action des sels sur le protoplasme.* Arch. de Biol. 41, 248-355.

1931. —— *Recherches sur le déterminisme du mode de segmentation des mollusques lamellibranches (Action des rayons ultraviolets sur l'œuf de Barnea candida).* Arch. Biol. 42, 389-413.

1934. —— *Recherches sur la morphogénèse et le déterminisme des segmentations inégales chez les Spiralia.* Arch. Anat. microsc. 30, 161-197.

1938. Pease, Daniel. *The influence of centrifugal force on the bilateral determination of the spirally-cleaving egg of urechis.* Biol. Bull. 75, 409-424.

1922. Penners, A., *Die Furchung von Tubifex rivulorum.* Zool. Jahrb. Anat. 43, 323-367.

1923. —— *Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbildung bei Tubifex rivulorum.* Zool. Jahrb. Anat. 45, 251-308.

1924. —— *Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von Tubifex rivulorum.* Lam. Arch. mikr. Anat. & Entw. Mech. 102.

1926. —— *Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von Tubifex rivulorum.* Lam. II. *Die Entwicklung teilweise abgetöteter Keime.* Z. Zool. 127.

1931. —— *Vergleichende Entwicklungsmechanik.* Zool. Anz. Suppl. Bd. 5.

1934. —— *Experimentelle Untersuchungen zum Determinationsproblem am Keim von Tubifex rivalorum Lam.* III. *Abtötung der Teloblasten auf verschiedenen Entwicklungsstadien des Keimstreifs.* Z. Zool. 145.

1942. Raven, Chr. P. und Bretschneider, L. H. *The effect of centrifugal force upon the eggs of Limnaea stagnalis* L. Arch. Néerl. Zoolog. 6.

1938. Raven, Chr. P., *Experimentelle Untersuchungen über die « bipolare Differenzierung" des Polychäten- und Molluskeneies.* Acta néerl. Morph. norm. et path., 1, 337-357.
1945. —— *The development of Limnaea stagnalis from oviposition till first cleavage.* Arch. néerl. Zool., 7, 91.
1946. —— *The development of the egg of Limnaea stagnalis L. from the first cleavage till the trochophore stage, with special reference to its „Chemical Embryology".* Arch. néerl. Zool. 7, 353-434.
1940. Reverberi, G. und M. Pitotti. *Ricerche sulla distribuzione delle ossidasi e perossidasi, il „celllineage" di uova a mosaico.* Pubbl. Staz. Zool. Napoli, 18, 250-263.
1937. Ries, E., *Die Verteilung von Vitamin C, Glutathion, Benzidin-Peroxydase, Phenolase (Indophenolblauoxydase) und Leukomethylenblau-Oxydoredukase während der frühen Embryonalentwicklung verschiedener wirbelloser Tiere.* Pubb. Staz. Zool. Napoli 16.
1938. —— *Histochemische Untersuchungen über frühembryonale Sonderungsprozesse in zentrifugierten Eiern von Aplysia.* Biodynamica 40.
1939. —— *Versuche über die Bedeutung des Substanzmosaiks für die embryonale Gewebedifferenzierung bei Ascidien.* Arch. exp. Zellforschg. 23.
1928. Titlebaum, Albert. *Artificial production of Janus embryos of Chaetopterus.* Proc. Nat. Acad. Sci. 14, 245-247.
1930. Tyler, A., *Experimental production of double embryos in annelids and molluscs.* Jour. Exp. Zool. 57, 347-402.
1934. Waterman, A. J., *Observations on reproduction, prematuration, and fertilization in Sabellaria vulgaris.* Biol. Bull. 67.
1944. Woker, H., *Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des Tubifex-Eies.* Rev. suisse de Zool. 51, 109-172.

Données nouvelles sur les chromosomes des Tettigonides et la parthénogénèse de Saga pedo Pallas

par

Robert MATTHEY

Université de Lausanne: Laboratoire de Zoologie.

Avec 12 figures dans le texte.

INTRODUCTION

J'ai exposé dans ce petit travail des observations portant sur les chromosomes des Tettigonides et que j'ai réunies dans deux intentions différentes: en 1941, ayant étudié la cytologie de la Sauterelle parthénogénétique, *Saga pedo* Pallas, j'ai montré que cet insecte possède 68 chromosomes et représente vraisemblablement un tétraploïde, puisque, chez tous les Tettigonides étudiés jusqu'alors, le nombre diploïde est compris entre 24 et 36. En 1946, je pus apporter la preuve de cette hypothèse par l'étude de deux espèces bisexuées de Palestine, *Saga gracilipes* Uvar. et *Saga ephippigera* Fisch. En 1948 enfin, j'ai rectifié une assertion erronée de ma note de 1946 en constatant que l'espèce polyploïde avait effectivement des cellules plus volumineuses que celles de ses congénères bisexués. J'exprime au Dr J. Palmoni (Beth-Gordon) ma grande reconnaissance puisque je lui suis redevable d'un double envoi de *Saga* palestiniennes.

D'autre part, au cours d'un voyage scientifique fait au Maroc d'avril à juillet 1947, j'ai fixé les testicules de quatre espèces de Tettigonides. White (1941) ayant développé, à propos de ces

Saltatoria, une intéressante conception théorique sur l'évolution des hétérochromosomes, il m'a paru utile d'élargir, par la description cytologique de quelques espèces supplémentaires, la base sur laquelle s'appuye l'hypothèse du savant anglais; et ce, d'autant plus que les Tettigonides ont été moins activement prospectés que les Locustides.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Tous les insectes utilisés pour ce travail ont été préparés de la même façon: fixation au liquide de Flemming acétifié à 3%; coloration à l'hématoxyline ferrique ou au Feulgen. Les Sagas bisexuées ayant des testicules très volumineux, j'ai en outre fixé quelques fragments de ces organes au Nawaschin et au Bouin-Allen. Les résultats obtenus ont été très inférieurs à ceux que m'a donnés le Flemming. Les figures ont été exécutées avec la combinaison optique: Immersion 1/16e — Oculaire périplan 20. Le grossissement (3.600) est porté à 8.100 par report sur un papier quadrillé. La réduction ramène ces figures à 2650.

OBSERVATIONS PERSONNELLES

1. *Saga gracilipes* Uvar.

Un mâle adulte, fixé le 14 juin 1946, montre tous les stades de la spermatogénèse. Celle-ci se déroule selon le schéma classique pour les *Saltatoria*, ce qui me permet de limiter ma description aux points qui nous intéressent plus spécialement. La figure 4 montre l'existence de 31 chromosomes à l'état diploïde. L'**X** impair est le plus volumineux des éléments et sa forme est celle d'un **V** à branches inégales. Tous les autosomes sont acrocentriques et de longueur assez régulièrement décroissante. La métaphase auxocytaire (Fig. 5) permet de compter 15 tétrades autosomales; le chromosome **X** manifeste une précession très marquée et je ne l'ai jamais rencontré dans la plaque équatoriale, mais toujours à mi-distance de la constellation métaphasique et de l'un des centrosomes. Les secondes cinèses renferment, soit 15, soit 16 éléments.

2. *Saga ephippigera* Fisch.

La description qui précède est valable pour *S. ephippigera* dont j'ai fixé un mâle le 21 juin 1946. La seule différence concerne le nombre des chromosomes qui est ici de 33 dans les cinèses sperma-

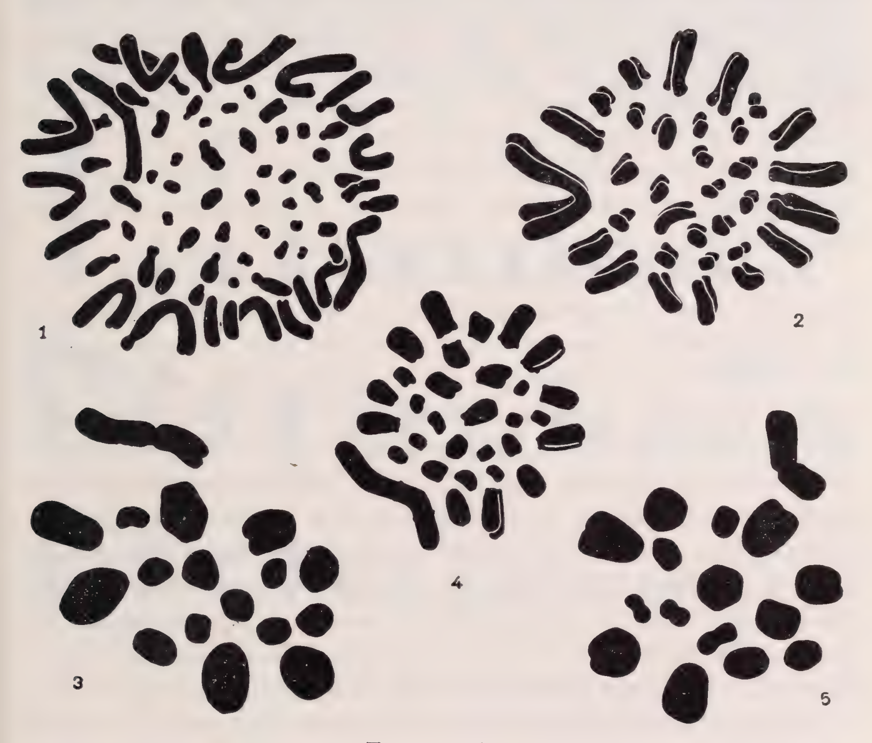


Fig. 1 a 5.

1 *Saga pedo* Pallas: métaphase folliculaire (Feulgen). × 2650. — 2 *S. ephippigera* Fisch: métaphase spermatogoniale (Heid.). × 2650. — 3 *S. ephippigera* Fisch.: métaphase auxocytaire (Feulgen). × 2650. — 4 *S. gracilipes* Uvar.: métaphase spermatogoniale (Feulgen). × 2650. — 5 *S. gracilipes* Uvar.: métaphase auxocytaire (Feulgen). × 2650.

togoniales (Fig. 2), de 17 à la métaphase auxocytaire (Fig. 3). Les secondes cinèses comptent respectivement 16 ou 17 éléments.

DISCUSSION

J'ai montré (1941) que *Saga pedo* Pallas possède 68 chromosomes (Fig. 1) et représente vraisemblablement un tétraploïde. Cette hypothèse a été pleinement confirmée par ma note de 1946.

Quelques mois après la parution de celle-ci, E. GOLDSCHMIDT (1946) a donné une brève communication dans laquelle elle confirme mes résultats pour les deux espèces de Sagas palestiniennes. GOLDSCHMIDT assure cependant avoir observé dans les deux espèces des individus à 31 et des individus à 33 chromosomes. N'ayant étudié qu'un seul mâle de chaque espèce, je ne puis me prononcer sur ce point. Cependant, GOLDSCHMIDT utilise le liquide de BOUIN et la figure accompagnant sa note montre que la conservation de son matériel est inférieure à celle du nôtre; l'analyse des mitoses de *Saga* est pourtant facile et une erreur de décompte me paraît improbable. Il faudrait alors admettre, chez certains individus, l'existence d'une paire de « surnuméraires ».

J'ai établi les caryogrammes de la fig. 6 d'après les fig. 1, 2 et 4. Chacun de ces caryogrammes donne un génome des trois espèces de *Saga* étudiées jusqu'ici. On constatera tout d'abord que les chromosomes de *S. pedo* sont un peu plus petits que ceux des espèces bisexuées; la différence est cependant si faible qu'elle peut être due simplement à la différence de matériel cellulaire, cellules folliculaires de l'ovaire pour *S. pedo*, cellules spermatogoniales pour *S. gracilipes* et *S. ephippigera*. La longueur de l'hétérochromosome, dans les sériations de la figure 6, est de 51 pour *S. pedo*, 57 pour *S. gracilipes*, 61 pour *S. ephippigera*. On notera d'autre part que le plus grand autosome de *S. ephippigera* est presque deux fois plus long que l'élément homologue de *S. gracilipes*. Le nombre de métaphases très bien fixées étant faible, il ne m'est pas possible d'apporter des données pouvant avoir une valeur statistique. L'interprétation la plus vraisemblable est donc d'admettre que les variations enregistrées n'ont pas de signification mais relèvent de différences dans les générations spermatogoniales, l'état des chromosomes (indice de spiralisation), l'action du liquide fixateur.

Il est beaucoup plus frappant de souligner un fait qui ressort de la comparaison des génomes, soit l'existence, chez *S. pedo*, de **V** supplémentaires. Les deux espèces bisexuées ne possèdent, à l'état haploïde, qu'un seul élément métacentrique, l'hétérochromosome. Chez *S. pedo*, nous voyons qu'il existe 3 **V**, l'un d'entre eux devant correspondre au chromosome **X** qui est ainsi représenté quatre fois dans la garniture normale de 68 éléments. Les deux autres métacentriques du génome sont donc de nature

autosomique. Dans mon travail de 1941, j'ai considéré, comme typique pour *S. pedo*, l'assortiment formé par 12 chromosomes en **V** et 56 éléments acrocentriques; mais j'ai signalé des cellules où le nombre des métacentriques était plus élevé: par exemple 7 paires, et même dans un cas 8 paires. Quelle est alors l'origine des autosomes métacentriques de *S. pedo* ? On peut supposer qu'un **V** apparait soit à la suite d'une inversion péricentrique ramenant

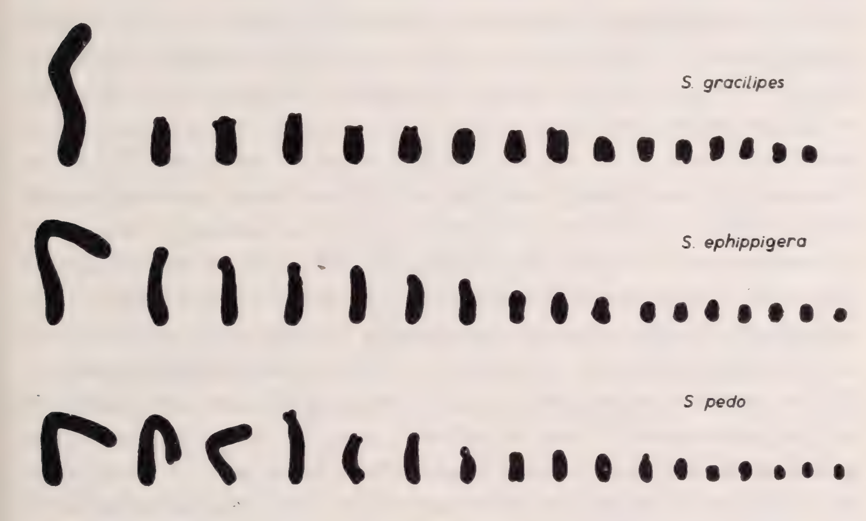


Fig. 6.
Les génomes des trois espèces de *Saga*.

le centromère vers la zone médiane du chromosome, soit à la suite d'une translocation réciproque entre éléments non-homologues. Dans le premier cas, la longueur du chromosome n'est pas modifiée; dans le second, au contraire, le néo-**V** sera à peu près de la taille des deux éléments transloqués additionnés, les fragments acentriques perdus ne pouvant être très volumineux sous peine d'entraîner des conséquences létales. Or, l'examen de la figure 6 montre que les métacentriques autosomiques de *S. pedo* sont nettement plus grands, presque deux fois plus longs, que les plus grands autosomes des espèces bisexuées; l'inversion péricentrique est donc très peu vraisemblable. La translocation mutuelle, de son côté, impliquerait, si nous supposons que *S. pedo* dérive d'une forme cytologiquement semblable à *S. ephippigera*, une dimi-

nution dans le nombre des chromosomes puisque, lorsque un **V** se forme aux dépens de deux acrocentriques, il y a perte probable d'un centromère. Dans le cas particulier, *S. pedo* comptant exactement deux fois plus de centromères que *S. ephippigera*, une telle perte ne s'observe pas. Une troisième possibilité serait ouverte: admettre que les **V** autosomiques de *S. pedo* sont des isochromosomes et que de tels isochromosomes se formeraient de temps en temps, processus qui rendrait compte des figures anormales à 14 ou 16 **V**. Cette interprétation me semble douteuse: l'origine de la parthénogénèse chez *S. pedo* peut être due, soit à un croisement interspécifique avec réduplication ultérieure des génomes paternel et maternel, soit, plus probablement, à l'apparition de tendances automictiques inhibant la réduction chromatique chez une forme primitivement bisexuée. La parthénogénèse diploïde aurait donc précédé la parthénogénèse polyploide qui en dérive et nous aurions la sériation chronologique suivante: Race bisexuée 2**N** → Race parthénogénétique 2**N** → Race parthénogénétique 4**N**, une telle évolution étant conforme aux observations classiques de SEILER (1943, 46) sur *Solenobia triquetrella* et de SUOMALAINEN (1945) sur les *Otiorrhynchus*. Or, du jour où une espèce devient parthénogénétique, son évolution est bloquée puisqu'il est improbable que des mutations géniques puissent se produire à l'état homozygote. Il en est de même pour les mutations chromosomiques: une translocation réciproque entre $\mathbf{A}^1$ et $\mathbf{B}^1$ ne peut devenir homozygote que par le jeu de la reproduction sexuée. Il serait donc incompréhensible que — le nombre total de **V** étant pair chez *S. pedo* — $\mathbf{A}^2$ et $\mathbf{B}^2$ aient subi, eux aussi, la même translocation, puis $\mathbf{A}^3$ et $\mathbf{B}^3$, $\mathbf{A}^4$ et $\mathbf{B}^4$ ... WHITE (1945) discutant mes travaux sur l'évolution chromosomique des Reptiles, a cependant mis en évidence un principe d'« évolution homologue » selon lequel un chromosome après l'autre subit, dans un rameau phylétique donné, le même type de changement. L'application de ce principe me semble ici difficile et je supposerai plutôt que l'ancêtre bisexué de *S. pedo* avait le même génome que son descendant thélytoque. J'espère donc pouvoir réunir de nouveaux documents sur les *Saga* bisexuées d'Anatolie et des Balkans, territoires représentant le berceau probable de *S. pedo* (MATTHEY, 1941). Dans ces régions, se rencontrent plusieurs espèces, *S. natoliae*, *S. campbelli*, *S. brunneri*, *S. vittata*, *S. puella*, *S. cappadocica*, dont l'analyse cytologique serait certainement fructueuse.

D'autre part, il n'est pas impossible que *S. pedo* présente, dans le sud de son habitat, une race parthénogénétique diploïde. Depuis la parution de mon mémoire de 1941, j'ai appris (Kosswig, in litt.) que l'espèce se rencontre dans l'Ile aux Chiens (Mer de Marmara). L'examen de cette population pourrait réserver des surprises.

La taille des cellules de *S. pedo* est sensiblement supérieure à celle des cellules des espèces bisexuées (Matthey, 1948). Théoriquement, les rayons de deux sphères de volumes 1 et 2, sont entre eux comme 1 est à 1,3 environ. Dans le cas particulier, il est difficile de savoir si la comparaison entre cellules folliculaires et spermatogonies est valable et il serait évidemment préférable de comparer à *S. pedo* des femelles d'espèces bisexuées. Ne possédant pas ce matériel, j'ai mesuré soigneusement le pourtour de métaphases folliculaires et spermatogoniales sur des photographies prises à un même grossissement et projetées sur un écran. L'écart relevé est de l'ordre de grandeur du rapport théorique et varie de 1,2 à 1,6 environ, approximation très grossière. Il est donc très probable, compte tenu des réserves exprimées ci-dessus que les cellules de *S. pedo* tétraploïde sont effectivement deux fois plus volumineuses que celles des formes bisexuées. Mais, *S. pedo* étant, et de beaucoup, la plus petite espèce du genre, il s'ensuit que le nombre des cellules doit être beaucoup plus faible chez elle que chez ses congénères. Je suppose qu'il s'agit là d'un caractère phénotypique puisque les *S. pedo* du Midi de la France ont déjà des dimensions nettement supérieures à celles des individus de provenance suisse: par exemple, si Chopard donne pour la longueur du corps le chiffre de 61-78 mm, longueur valable pour des Sagas d'origine française, Tümpel (Autriche) fixe à 66 mm le maximum et la vingtaine de sujets suisses que j'ai mesurés variaient de 55 à 65 mm.

En somme, si le caractère géographique et polyploïde de la parthénogénèse de *S. pedo* est maintenant bien établi, il reste encore bon nombre de points à préciser: quelle était la forme ancestrale ? celle-ci existe-t-elle encore ? se rencontre-t-il une race parthénogénétique diploïde ?

3. *Eugaster fernandezi* Bol. et *E. spinulosus* Johans.

Je réunis dans une description commune ces deux espèces d'*Eugaster*, genre appartenant à la sous-famille des Hetrodinae. *E. fernandezi* a été trouvé dans le désert, près de Goulimine, le

28 avril 1947, alors que l'*Eugaster spinulosus* — dont je dois la détermination au Dr L. Chopard — provient du col de Timadit, dans le Moyen-Atlas, où il a été capturé le 28 mai 1947, à une altitude de 2000 mètres environ (mâle immature).

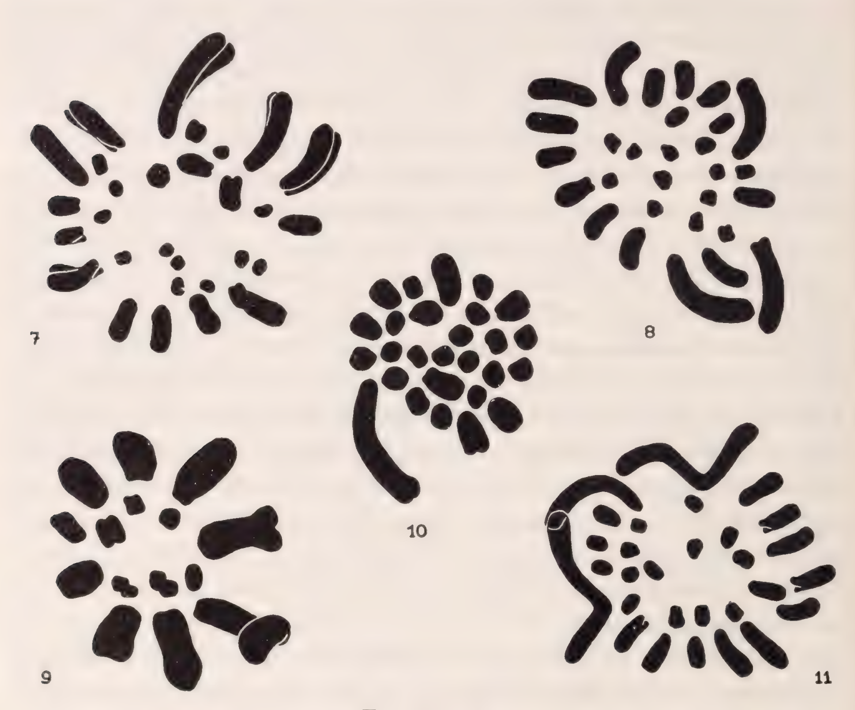


FIG. 7 A 11.

7 *Eugaster fernandezi* Bol.: métaphase spermatogoniale (HEID.). × 2650. — 8 *Eugaster spinulosus* Johans: métaphase spermatogoniale (FEULGEN). × 2650. — 9 *Eugaster fernandezi* Bol.: métaphase auxocytaire (HEID.). × 2650. — 10 *Odontura maroccana* Bol.: métaphase spermatogoniale (HEID.). × 2650. — 11 *Steropleurus cockerelli* Uvar.: métaphase spermatogoniale (FEULGEN). × 2650.

Les conditions chromosomiques sont identiques pour les deux espèces, identiques aussi à celles de *E. guyoni* étudié par FAVRELLE (1936). Il y a, à l'état diploïde, 29 chromosomes acrocentriques (Fig. 7 et 8). L'**X** est le plus long, ses dimensions étant supérieures de $^1/_5$ à celles des plus grands autosomes. Ces derniers, au nombre de 14 paires, présentent des dimensions décroissantes jusqu'aux 6 derniers couples, pratiquement égaux entre eux et nettement punctiformes. A la métaphase auxocytaire, il est aisé de compter

14 tétrades et un **X** très allongé (Fig. 9). Un seul représentant de la sous-famille des *Hetrodinae* avait été étudié jusqu'à ce jour: Favrelle (1936) a fait, sur *Eugaster guyoni*, des observations tout à fait comparables aux miennes. Le genre *Eugaster*, représenté dans le Nord de l'Afrique par de nombreuses espèces, semble donc cytologiquement très homogène.

4. *Odontura maroccana* Bol.

Ce Tettigonide appartient à la sous-famille des *Phaneropterinae ;* les deux exemplaires que j'ai fixés le 23 mai 1947 proviennent de Port-Lyautey. Il y a (Fig. 10) 27 chromosomes, l'**X** étant presque trois fois plus long que le plus grand autosome. Tous les éléments sont acrocentriques. La fixation, assez médiocre, ne permet pas une analyse poussée.

Nous connaissons les conditions cytologiques chez plus de 12 espèces de la sous-famille (Asana, Makino et Niiyama, 1938; White, 1941) qui apparaît comme assez peu homogène. Le nombre des chromosomes varie de 27 à 33 chez le mâle et l'hétérochromosome est tantôt acrocentrique, tantôt en forme de **V**. *Odontura* se rapproche beaucoup par sa morphologie chromosomique de *Ducetia japonica*; d'après Asana, Makino et Niiyama, cette dernière espèce compte 29 chromosomes, et d'après Hareyama (1937) 27. Il existe peut-être deux races de *Ducetia japonica* et la race étudiée par Hareyama serait tout à fait identique cytologiquement à *Odontura.*

5. *Steropleurus cockerelli* Uvar.

J'ai étudié un mâle immature de cette espèce capturé le 28 mai 1947 au col de Timadit. La formule chromosomiale (Fig. 11) comprend un grand **X** acrocentrique, une paire de très grands autosomes en **V**, et 26 éléments acrocentriques dont les 14 derniers, très courts, ont des dimensions semblables. Qualitativement et quantitativement, cet équipement correspond à celui de *Ephippigera vitium* Serv., seule espèce de la sous-famille étudiée jusqu'à ce jour (Matthey, 1939, 1947).

DISCUSSION

White (1941) a développé l'idée que, chez les Tettigonides comme chez la plupart des *Saltatoria*, l'hétérochromosome avait

évolué isolément: lorsque, dans une même unité systématique, il existe des espèces à **X** métacentriques et d'autres à **X** acrocentriques, cette différence serait due uniquement à des remaniements internes tels que des inversions, et non à des translocations impliquant hétérochromosomes et autosomes. L'une des méthodes utilisées par White pour confirmer cette hypothèse consiste à établir le rapport **X**/**A** que l'on obtient en divisant la longueur de l'hétéro-

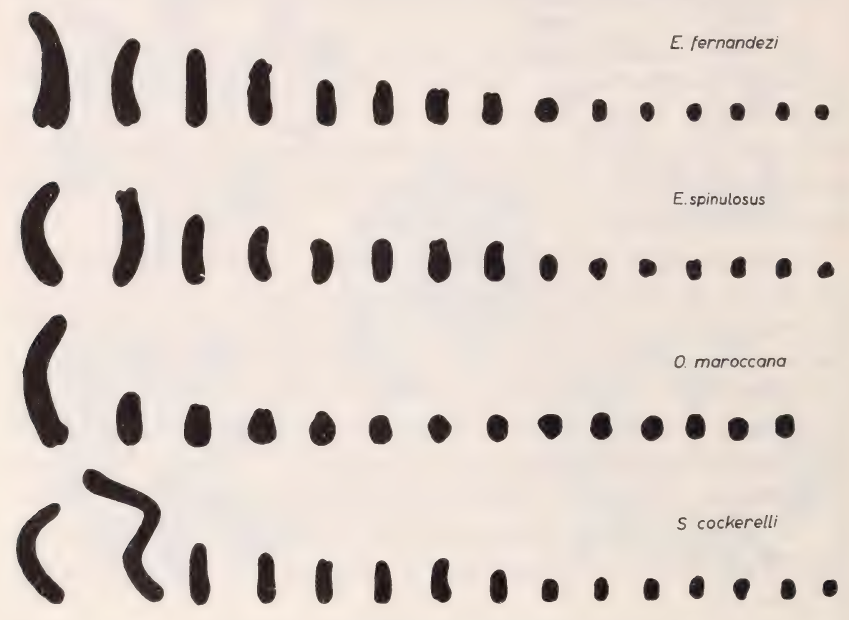


Fig. 12.
Les génomes de quatre espèces de Tettigonides.

chromosome par celle de tous les autosomes additionnés. Si le rapport est à peu près constant pour toutes les espèces d'une catégorie systématique bien délimitée, quelle que soit la forme en **V** ou en I du chromosome **X**, il est en effet très vraisemblable que la suggestion de White correspond à la réalité.

La méthode est cependant passible d'un certain nombre de critiques, dont plusieurs, concernant le choix des figures, la qualité de la fixation, l'obliquité des chromosomes, ont été discutées par White lui-même. Personnellement, il me semble difficile de fixer à partir de quelle valeur un écart trouvé peut être considéré comme significatif. Admettons qu'une certaine espèce présente un **X**/**A**

égal à 40/400, soit 0,10. En cas de translocation de l'**X** avec un autosome de longueur 20, le rapport **X**/**A** devient 60/380, soit 0,15. La différence, 0,05 serait ici significative. Or, en analysant une métaphase d'*Eugaster guyoni* dessinée par Favrelle et dont la fixation est visiblement médiocre, White calcule un **X**/**A** de 0,151. Les deux excellentes figures que j'ai données pour *E. fernandezi* et *E. spinulosus* (Fig. 7 et 8) me livrent les valeurs 0,10 et 0,09. Le même écart (0,05) qui, théoriquement, apparaissait comme significatif, se révèle ici comme dû à la technique de fixation.

Pour les trois *Saga* mentionnées dans ce travail, j'arrive aux rapports suivants:

S. pedo	**X**/**A** = 0,10
S. ephippigera .	**X**/**A** = 0,14
S. gracilipes . .	**X**/**A** = 0,16

Ici, la comparaison entre les figures 2 et 4 (voir également la fig. 12) suggère que la fixation n'agit pas toujours dans le même sens sur les autosomes et l'hétérochromosome. Celui-ci paraît souvent moins enclin à se contracter (Fig. 2 comparée à Fig. 4; Fig. 10). Dans d'autres cas, l'inverse se produit, comme me l'a montré l'examen de mon matériel d'*Ephippigera vitium.* Notons, à propos de cette espèce, que les meilleures mitoses me donnent un **X**/**A** de 0,13, alors que chez l'*Ephippigerinae* étudié dans ce travail, *Steropleurus cockerelli*, ce rapport est de 0,09.

Enfin, chez *Odontura maroccana*, il est égal à 0,17, ce qui correspond bien aux valeurs établies par White pour d'autres *Phaneropterinae.*

CONCLUSIONS

1. Le nombre diploïde de chromosomes est donné chez les Tettigonides suivants:

Saga gracilipes	2**N** = 31
S. ephippigera	2**N** = 33
Eugaster fernandezi	2**N** = 29
E. spinulosus	2**N** = 29
Odontura maroccana	2**N** = 27
Steropleurus cockerelli	2**N** = 29

2. *Saga pedo*, espèce thélytoque, présente une parthénogénèse de type géographique. Comme il l'a été suggéré par l'auteur en 1941, c'est une espèce tétraploïde.

3. Cette tétraploïdie est prouvée: *a)* par le nombre des chromosomes (2**N** = 68); *b)* par la taille des éléments cellulaires.

4. L'espèce bisexuée souche de *S. pedo* reste cependant à découvrir.

5. L'analyse de quatre espèces de Tettigonides montre une fois de plus la généralité du schéma **X-O** dans ce groupe. Le principe de l'« isolement évolutif » de WHITE est discuté.

AUTEURS CITÉS

1938. ASANA, J., MAKINO, S., NIIYAMA, H. *J. Fac. Sc. Hokkaido Imp. Univ., Sér.* 6, 6, 211.
1932. CHOPARD, L. *Faune de France. Orthoptères et Dermaptères*, Paris.
1936. FAVRELLE, M. *Mém. Mus. Hist. nat. Belg., Sér. 2, 3*, 53.
1946. GOLDSCHMIDT, E. *Nature*, *158*, 587.
1937. HAREYAMA, S. *Zool. Mag. (Japan)*, *46*, 1.
1941. MATTHEY, R. *R. suisse Zool.*, *48*, 91.
1946. —— *Experientia*, *2*, 260.
1947. —— *Sc. genet.*, *3*, 23.
1948. —— *Experientia*, *4*.
1943. SEILER, J. *Arch. J. Klaus Stift. Vererbungsl.*, *18*, 691.
1946. —— *R. suisse Zool.*, *53*, 529.
1945. SUOMALAINEN, E. *Sitzungsber. Finn. Akad. Wiss.*, *181*.
1901. TÜMPEL, R. *Die Geradflüger Mitteleuropas*, Eisenach.
1941. WHITE, M. J. D. *J. Genet.*, *42*, 173.
1945. —— *Animal Cytology and Evolution*, London.

Tome 55, nº 3. — Mai 1948.

Das Wachstum des Gehirns beim Alpensegler *(Micropus m. melba* L.*)*

von

Clemens KOCHER

(Zoologische Anstalt der Universität Basel.)

Mit 23 Textabbildung und 11 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Unsere Untersuchung über die Ontogenese des Gehirns beim Alpensegler (*Micropus m. melba* L.; Macrochires) erfolgte im Rahmen der vergleichenden Studien über den Zusammenhang von Cerebralisation und Ontogenese bei verschiedenen Vogelgruppen, die in der Zoologischen Anstalt in Basel seit Jahren durchgeführt werden und deren Problemstellung Portmann (1935, 1938, 1942) dargelegt hat.

Die Gruppe der Segler wurde vor allem darum gewählt, weil einerseits ihr Cerebralisationsgrad dem der Hühnervögel nahe steht, anderseits der Ontogenesetypus klar der Gruppe der Nesthocker angehört, während die Hühner den extremen Typus des Nestflüchters repräsentieren.

Um die Eigenart des Seglers besser zu erfassen, wurde in einer weiteren Arbeit, die später veröffentlicht wird, der Bau des Vorderhirns vom Segler (*Micropus a. apus* L.) vor allem mit demjenigen der Schwalbe und des Haussperlings (*Hirundo rustica* L., *Delichon urbica* L., *Passer domesticus* L.) verglichen. Wir wählten dazu vor allem dasjenige der Schwalben, weil diese in Gestalt und Lebensweise mit den Seglern besonders gut verglichen werden können. Die wichtigsten hier gewonnenen Resultate finden in der vorliegenden Arbeit besonders deshalb Erwähnung, weil die Frage nach den Unterschieden zwischen den gestaltlich und ökologisch so ähnlichen Seglern und Schwalben ein Teil des Problems der Beziehungen zwischen Macrochires und Passerinen im allgemeinen ist.

Unsere vergleichende biometrische Untersuchung über das embryonale und postembryonale Hirnwachstum des Alpenseglers erfolgte in Anlehnung an die Untersuchungen von Sutter (1943). Sie erfasst die Zeit vom 12. Embryonaltag bis zum 55. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Ausfliegens). Das Gesamthirn und die Hirnteile wurden im Frisch- und Trockengewicht quantitativ erfasst und analysentechnisch die von Portmann (1942) eingeführte Methode angewendet. In der Auswertung des Zahlenmaterials lehne ich mich ebenfalls an Sutters Vorgehen an und verweise auf die dort ausführlich angegebenen Erläuterungen und Ableitun-

gen der angewendeten Formeln. In der Vergleichsführung wurden die Ergebnisse Sutters über den Vertreter der Passerinen (*Sturnus vulgaris vulgaris* L.) und denjenigen der Hühnervögel (*Gallus domesticus* L.) verwendet. Die direkte Vergleichsführung wurde durch die analoge Technik und Methodik erleichtert.

Die Nester der Segler sind im allgemeinen ziemlich schwer zugänglich und besonders für die Beschaffung der Alpensegler wirkt der Umstand erschwerend, dass diese in der Schweiz mit wenigen Kolonien vertreten sind.

Bei der Entnahme der Eier und Nestlinge wurde auf das Gedeihen der Kolonien grösste Rücksicht geübt. Die Eier wurden stets gerade zu Beginn der Brutperiode gesammelt, so dass den praktisch ausnahmslos erfolgten Nachgelegen sich noch genügend Zeit zur Entwicklung bot. Das erste nachgelegte Ei fand ich übrigens stets mit grosser Genauigkeit 10—11 Tage nach erfolgter Räumung des ersten Geleges. Zur Beschaffung der Nestlinge wurden Dreiergelege benutzt. Beobachtungen zeigen, dass aus Dreiergelegen in sehr vielen Fällen lediglich zwei Tiere zur Aufzucht gelangen. Durch die Entnahme 1 Nestlings aus solchen Gelegen konnte also eine Beeinträchtigung der Kolonie auf ein Mindestmass beschränkt werden.

Wertvolles Material erhielt ich auch durch Herrn H. Arn in Solothurn, dem ich bei dieser Gelegenheit herzlich danken möchte.

Herrn Prof. Dr. A. Portmann, unter dessen Leitung diese Arbeit enstand, danke ich herzlich für die mannigfachen Ratschläge und Hinweise und vor allem auch für die Unterstützung mit Analysenmaterial und sein grosses Entgegenkommen während der Perioden des Aktivdienstes.

LEGENDE

Hemisphären	Hem	—— —— ——	○
Cerebellum	Cer	···························	◊
Corpora bigemina . .	Big	— — — — — — — —	△
Stammrest	Str	————————————	□
Gesamthirn	tot	——— · ——— · ———	●
Körper	Kpr		
embryonal	e		
postembryonal	pe		
Schlüpftag (21. e-Tag) .	pe 0		
adult	ad		
Alpensegler	As		

---

1. MATERIAL

Verschiedene Untersuchungen über das durchschnittliche Körpergewicht des Alpenseglers weichen, wenn auch in geringfügiger Weise, voneinander ab. Meine eigenen zahlreichen Wägungen ergaben ein mittleres Gewicht von 93 g. Arn (1945) fand ein durchschnittliches Körpergewicht von 90,65 g. Wie es bei meinen Untersuchungen geschah, hat auch Arn nüchterne Tiere gewogen. Heinroth (1926) glaubte, dass das Körpergewicht meist über 100 g betrage. Es scheint indessen, dass meine und die Resultate Arns dem Mittelwert näher kommen als jene Heinroths.

Auf Grund von Untersuchungen während zweier Brutperioden, in denen jeweils über 100 Gelege kontrolliert wurden, darf die durchschnittliche Embryonalzeit des Alpenseglers mit 21 Tagen beziffert werden. Nach Arn (1945) beträgt sie 18—23 Tage, im Mittel 20 Tage. Die Nestlingszeit dauert nach eigenen Untersuchungen rund 55 Tage. Arn fand 54 Tage.

Das untersuchte Material besteht aus 50 Embryonen vom 10. Bruttag bis Schlüpftag und 112 Nestlingen vom 2.—55. Postembryonaltag. Der Adultnorm liegt die Untersuchung von 6 ♂

und 5 ♀ zu Grunde. Das Material wurde zum weitaus grössten Teil aus einer Brutkolonie von rund 130 Nestern gewonnen. Die Kolonie wurde während 2 Brutperioden, in den Jahren 1944 und 1945 täglich kontrolliert, die neu gelegten Eier jeweils datiert und genaues Protokoll geführt. Auf diese Weise wurde es möglich, sicher datierte Embryonalstadien zu erhalten. In gleicher Weise wurde die Postembryonalentwicklung verfolgt und damit auch für diese Periode zuverlässige Daten gewonnen.

Es wurden versuchsweise einige Eier ca. 12 Stunden nach der Ablage dem Nest entnommen und im Brutkasten künstlich weiterbebrütet. Die Entwicklung der Embryonen verlief normal.

2. DAS ADULTHIRN

Tab. 1

Wie beim Star (SUTTER, 1943) [1], zeigen sich auch beim Alpensegler bedeutende individuelle Gewichtsunterschiede. Die gefundenen Mittelwerte dürfen als gesichert betrachtet werden. Der Mittelwert des Gesamthirns beim Weibchen steht 4,3% unter jenem des Männchens. Dieser Gewichtsunterschied scheint mir indessen nicht bedeutungsvoll, besonders aber auch im Hinblick darauf, dass sich unter den 5 Hirnen von Weibchen eines fand, dessen Gewicht beträchtlich über jenen der Männchen steht. Ausserdem tritt dieser Geschlechtsunterschied lediglich bei Hemisphären und Cerebellum in Erscheinung. In der Postembryonalzeit konnte zwischen Männchen und Weibchen kein Hirngewichtsunterschied festgestellt werden. Auch das Körpergewicht zeigt im Gegensatz zu Huhn und Star keinen Geschlechtsunterschied.

Die Gewichtsanteile der einzelnen Hirnteile lassen einen interessanten Unterschied zu den Verhältnissen bei Star und Huhn zutage treten. Während dort der Stammrest gewichtsmässig an zweitoberster Stelle steht, ist es beim Alpensegler das Cerebellum. Im Trockengewicht überwiegt dann allerdings der Stammrest.

---

[1] Bei allen folgenden Vergleichsführungen mit entsp. Verhältnissen bei Star und Huhn handelt es sich um das Zitat der Arbeit von Dr. E. SUTTER (1943).

TABELLE 1.

Micropus m. melba L. Adulthirn.

		Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.
Frischgewicht mg	♂	679	205	103	184	1171
	♀	653	185	106	188	1132
	m	667	196	105	186	1154
Trockengewicht mg	♂	138,9	48,6	29,2	47,1	263,8
	♀	128,5	41,2	28,8	49,1	247,6
	m[1]	134	45	29	48	256
Trockensubstanzgehalt. %	m	20,0	22,9	27,6	25,8	22,2
Frischgewicht in % d. Stammrestgewichts	m	358	105	56	100	

[1] Abgerundete Mittelwerte.

3. DER ZEITLICHE VERLAUF DES WACHSTUMS

GESAMTHIRN.

Frischgewicht (Abb. 1, 9; Tab. 1, 2, 3, 9).

In dem untersuchten Abschnitt der Embryonalentwicklung, vom 12.—21. Tag (Schlüpftag) lassen sich in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit 2 Etappen unterscheiden. Vom 12.—18. Tag nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit deutlich ab. Am 18. Tag erfährt sie eine starke Steigerung und bleibt bis zum Schlüpfen konstant. In der Zeit des untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnittes wird das Hirngewicht um das 3,72 fache vermehrt und erreicht am Schlüpftag 9,4% seines Adultwertes. Sein prozentualer Anteil am Adultgewicht beträgt am 12. Embryonaltag bloss 2,5%. Die Wachstumsgeschwindigkeit des Gesamthirns nimmt nach dem Schlüpfen abermals beträchtlich zu und wird gesteigert bis zum 3. Postembryonaltag, worauf sie kontinuierlich abzunehmen beginnt. Dieses Verhalten steht im Gegensatz zu den entsprechenden Gegebenheiten bei Star und Huhn (Konstante Wachstumsgeschwindigkeit beim Star und stetige Abnahme beim Huhn). Allerdings weist SUTTER bereits darauf hin, dass seine Werte beim Star, soweit sie vom Mittel abweichen, eher auf eine geringe Beschleuni-

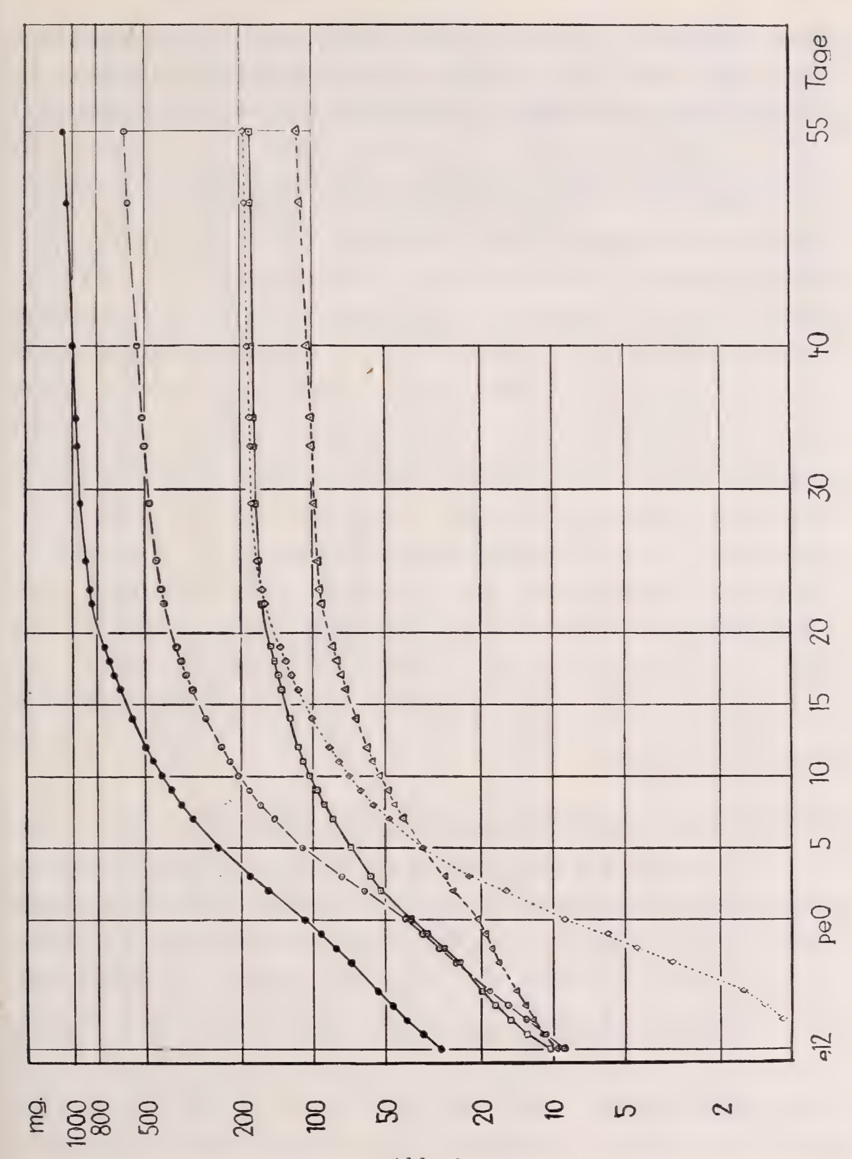


Abb. 1.
Wachstum des Hirns und der Hirnteile. Frischgewicht.

gung der Wachstumsgeschwindigkeit in den letzten Embryonaltagen hinweisen. Die Vorbereitungszeit auf den Schlüpfakt ist also vor allem gekennzeichnet durch eine Intensivierung des Hirnwachstums und auch des Körperwachstums, wie später noch

näher dargelegt werden soll. Wie beim Star, so ist auch beim Alpensegler nach dem Schlüpfen eine nochmalige Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit festzustellen. Gleiches Verhalten nach dem Schlüpfen wie das Gesamthirn zeigen Hemisphären und Corpora bigemina. Das Cerebellum und der Stammrest verhalten sich anders. Die Wachstumsintensivierung in den ersten postembryonalen Tagen ist sehr bedeutend. Am 3. Tag ist das Hirngewicht gegenüber dem Wert vom Schlüpftag um das 1,68 fache vermehrt, am 5. Tag um das 2,29 fache und am 10. Tag beträgt der Vermehrungsfaktor bereits 3,92. Die Gewichtszunahme in den ersten 3 Postembryonaltagen ist rund doppelt so gross wie in den 3 letzten Embryonaltagen: 39,6 mg vom 18. Embryonaltag bis Schlüpftag und 75,0 mg vom Schlüpftag bis 3. Postembryonaltag. Wie beim Star, ist also auch beim Alpensegler das späte embryonale Wachstum bedeutend weniger ertragreich als das frühe postembryonale. In der Postembryonalentwicklung des Gesamthirns konnte ein Uebergewicht, wie es SUTTER beim Star fand, nicht festgestellt werden. Einzig die Corpora bigemina zeigen am 40. Tag gegenüber der Adultnorm ein Uebergewicht von 1,33%, am 55. Tag ein solches von rund 9%. Der geringe Anteil der Corpora bigemina am Gesamthirn lässt jedoch dieses Uebergewicht hier nicht in Erscheinung treten.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 8; Tab. 1, 10).

Im Gegensatz zur Veränderung der Wachstumsgeschwindigkeit des Frischgewichts innerhalb der untersuchten Embryonalperiode ergab die Untersuchung der Trockengewichtszunahme konstante Wachstumsgeschwindigkeit vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag. Das Trockengewicht wird in dieser Zeit um das 3,02 fache vermehrt. Wie bei der Frischgewichtszunahme zeigt auch hier die frühe postembryonale Entwicklung eine starke Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit. Diese dauert bis zum 3. Postembryonaltag, worauf sie wiederum abnimmt. Ihr weiterer Verlauf entspricht weitgehend jenem der Hemisphären. Das Trockengewicht vom Schlüpftag wird bis zur Erreichung des Adultzustands um das 16,4 fache vermehrt. Der entsprechende Wert für das Frischgewicht beträgt 10,52.

Während der Star in den letzten 5 Embryonal- und den ersten 6 Postembryonaltagen einen unveränderten Trockensubstanz-

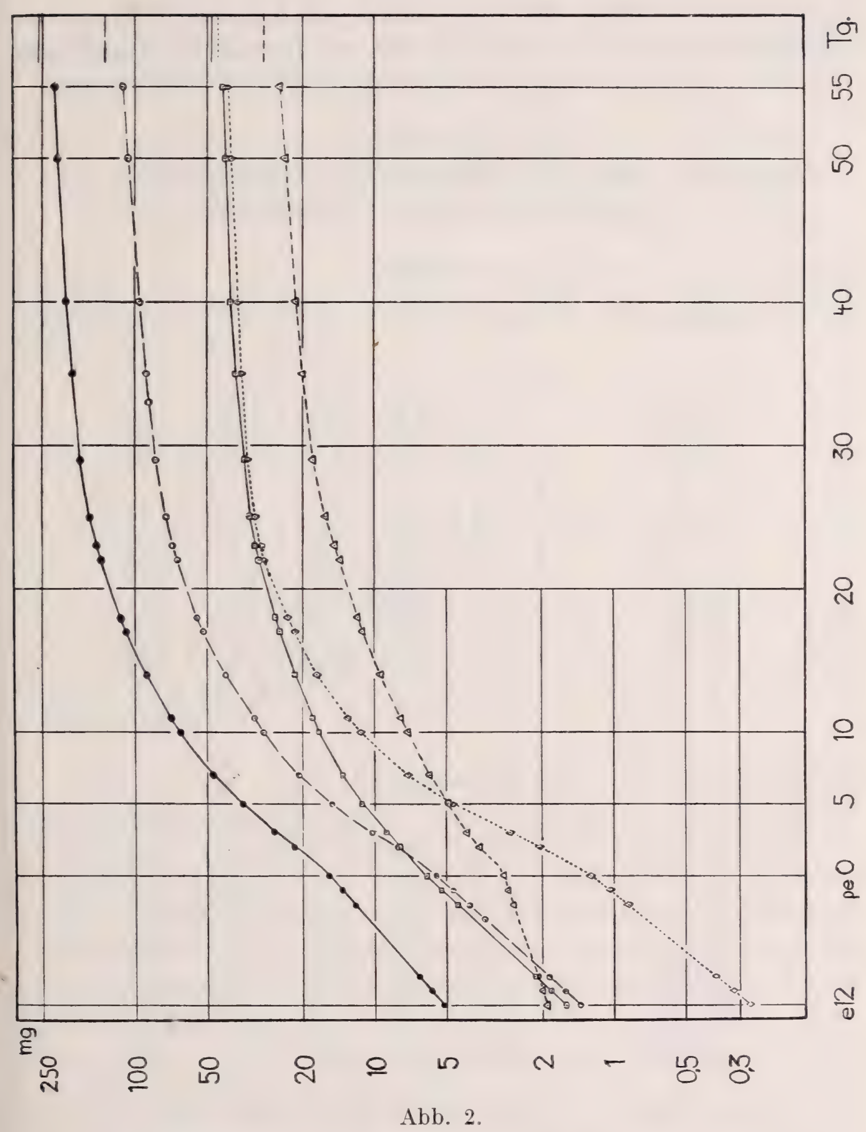


Abb. 2.
Wachstum des Hirns und der Hirnteile. Trockengewicht.

gehalt aufweist, bietet dieser Abschnitt beim Alpensegler ein anderes Bild. Der Trockensubstanzgehalt sinkt bei allen Hirnteilen mit Ausnahme des Stammrestes, der ein völlig eigenes Verhalten zeigt, kontinuierlich vom 12. Embryonaltag bis ungefähr zum

2. Postembryonaltag ab. Vom 2. Tag an beginnt der Trockensubstanzgehalt stetig anzusteigen und erreicht am 55. Tag (Ende der untersuchten Postembryonalperiode) 86,7 % der Adultnorm.

TABELLE 2.

Micropus m. melba L. Vermehrungsfaktoren des Hirnfrisch- und Trockengewichts und des Körpergewichts.

Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total	Kpr.
Frischgewicht						
e 12—15	1,71	2,60	1,34	1,69	1,59	
15—18	1,66	2,46	1,29	1,41	1,47	
18—21	1,60	2,78	1,21	1,60	1,56	
12—21	4,55	17,80	2,10	3,85	3,72	8,12
pe 0—5	2,70	3,93	1,71	1,78	2,29	
5—10	1,83	2,02	1,50	1,46	1,71	
10—15	1,46	1,51	1,31	1,26	1,40	
15—20	1,32	1,34	1,24	1,19	1,29	
20—25	1,14	1,18	1,10	1,07	1,13	
25—35	1,13	1,05	1,07	1,05	1,09	
35—55	1,18	1,06	1,12	1,02	1,12	
55—ad	1,09	1,01	0,91	1,03	1,05	
0—ad	16,26	22,02	5,14	4,73	10,52	17,98
Trockengewicht						
e 12—21	3,92	4,59	1,52	3,75	3,02	
pe 0—5	2,72	3,83	1,69	1,86	2,93	
5—10	1,94	2,47	1,49	1,51	1,81	
10—15	1,54	1,64	1,37	1,32	1,48	
15—20	1,34	1,38	1,28	1,20	1,32	
20—25	1,22	1,22	1,25	1,18	1,21	
25—35	1,21	1,14	1,25	1,15	1,19	
35—55	1,25	1,13	1,23	1,13	1,20	
55—ad	1,18	1,10	1,16	1,11	1,15	
0—ad	24,30	37,50	10,00	8,00	16,40	

STAMMREST.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9).

Der Stammrest bildet zu Beginn der untersuchten Embryonalperiode den schwersten Hirnteil. Er wiegt hier 10,2 mg, d. s. 5,4%

seines Adultgewichts. Die Reihenfolge der Hirnteile in bezug auf ihr Gewicht wechselt in der Zeit vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag zweimal:

12. Tag: Stammrest, Mittelhirn, Hemisphären, Cerebellum.
14. Tag: Stammrest, Hemisphären, Mittelhirn, Cerebellum.
18. Tag: Hemisphären, Stammrest, Mittelhirn, Cerebellum.

Beim Star steht bereits am 8. e-Tag das Gewicht der Hemisphären an erster Stelle während es beim Alpensegler erst am 18. e-Tag hierher rückt.

Am 23. Postembryonaltag wird das Gewicht des Stammrestes von demjenigen des Cerebellum übertroffen. Ich erinnere hier daran, dass das Cerebellum beim adulten Alpensegler gewichtsmässig über dem Stammrest steht. Sowohl bei Huhn wie Star liegt das Gewicht des Stammrestes bedeutend über jenem des Cerebellum. Ein Zusammenhang mit der extremen Spezialisation der Segler als ausdauernde Flieger ist wohl nicht zu verkennen.

Vom 12.—18. Embryonaltag weist das Stammrestwachstum abnehmende Geschwindigkeit auf. Vom 18. e-Tag an erfolgt Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit, die bis zum Schlüpfen ungefähr konstant bleibt. Dem Stammrest analoges Verhalten zeigen Gesamthirn und Körper. Von den drei (ausser Cerebellum) Hirnteilen, die in der früheren und teilweise auch in der späteren Embryonalperiode eine Wachstumsgeschwindigkeit mit sinkender Tendenz aufweisen, ist diese vom 12.—18. Embryonaltag beim Stammrest am deutlichsten ausgeprägt. Am Schlüpftag beträgt das Gewicht des Stammrestes 39,3 mg, d. h. 21,1% seines Adultgewichts. Die Gewichtszunahme seit dem 12. e-Tag beträgt 29,1 mg. Er vermehrt also sein Anfangsgewicht (12.e-Tag) um das 3,85 fache. Dies entspricht ungefähr der Zunahme des Gesamthirngewichts, das sich in dieser Zeit um das 3,72 fache vermehrt.

Nach dem Schlüpfen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit wiederum stetig ab. Der Stammrest zeigt von allen Hirnteilen den ausgeglichensten Wachs-

TABELLE 3.

Micropus m. melba L. Gewicht des Hirns, der Hirnteile (Frischgewicht) und des Körpers in % des Adultgewichts.

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.	Kpr.
e 12	1,3	0,25	9,2	5,4	2,5	0,6
pe 0	6,1	4,5	19,4	21,1	9,4	5,4
pe 10	30,5	36,1	50	55,3	37,2	44,0
29	72,7	91,5	93,7	92,3	80,9	104,0
55	91,5	98,9	109,0	97,0	95,2	103,1

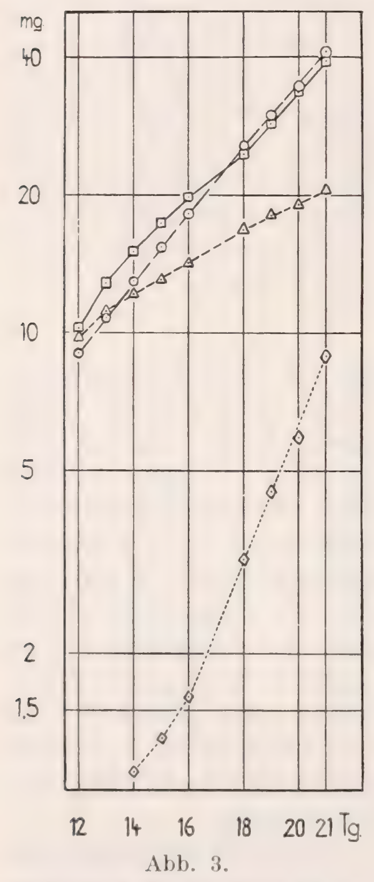


Abb. 3.

Wachstum der Hirnteile. 12. e-Tag bis 21. e-Tag. Frischgewicht.

tumsverlauf. Am 55. Postembryonaltag, d. h. im Moment des Ausfliegens, erreicht der Stammrest 97% seines Adultfrischgewichts. Wie beim Star, ist der postembryonale Wachstumsertrag des Stammrestes bedeutend niedriger als bei Hemisphären und Cerebellum. Dagegen ist er auch etwas niedriger als jener der Corpora bigemina, was einen grundsätzlichen Unterschied zu den Verhältnissen beim Star darstellt. Damit steht also der Stammrest bezüglich seines Wachstumsertrags von allen Hirnteilen an letzter Stelle. Sein ausgeglichener Wachstumsverlauf beim Alpensegler deckt sich mit den entsprechenden Verhältnissen beim Star. Die Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit in der Postembryonalzeit ist beim Stammrest bedeutend weniger intensiv als bei Hemisphären und Cerebellum; sie entspricht grundsätzlich dem Verhalten der

Wachstumsgeschwindigkeit der Corpora bigemina in der nämlichen Entwicklungsperiode.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Die Wachstumsgeschwindigkeit des Trockengewichts in der untersuchten Embryonalzeit zeigt Konstanz. Gegenüber dem Wert am 12. Embryonaltag wird das Trockengewicht bis zum Schlüpftag um das 3,75 fache vermehrt. Mit dem Vermehrungsfaktor 3,92 der Hemisphären für die nämliche Periode stehen also die Wachstumserträge der beiden Hirnteile nicht weit auseinander. Bis zum ersten Postembryonaltag zeigt die Wachstumsgeschwindigkeit des Stammrestes ein geringes Absinken und bleibt dann konstant bis zum 5. Postembryonaltag. Hierauf wird sie erneut verringert, jedoch bedeutend weniger intensiv als jene von Hemisphären und Cerebellum und zeigt ungefähr gleiche Tendenz wie die der Corpora bigemina. Am 55. Postembryonaltag hat der Stammrest 89,7% seines Adulttrockengewichts erreicht und steht also mit dem Cerebellum (90,8%) ungefähr auf gleicher Höhe. Hemisphären (84,3%) und Corpora bigemina (85,8%) stehen gegenüber dem Stammrest an diesem Tag noch relativ weit zurück. Interessant scheint die Tatsache, dass im Adulthirn die Corpora bigemina den höchsten Trockensubstanzgehalt aufweisen, und nicht der Stammrest, wie es beim Star der Fall ist. Der Unterschied beträgt rund 2%. Es mag bei dieser Gelegenheit nochmals daran erinnert werden, dass auch das absolute Frischgewicht des Cerebellum in Adultzustand über jenem des Stammrestes steht; das absolute Trockengewicht des Cerebellum liegt hingegen 2,8 mg unter jenem des Stammrestes. Die Wachstumsweisen von Trockengewicht und Frischgewicht weisen in der Postembryonalperiode keine bedeutenden Unterschiede auf. Einzig vom 1.—5. Postembryonaltag bleibt die Wachstumsgeschwindigkeit der Trockensubstanz konstant, während sie für das Frischgewicht in diesem Zeitraum abnimmt. Beachtung verdient auch das eigenartige Verhalten des Stammrestes in bezug auf seinen Trockensubstanzgehalt in der Embryonalzeit. Während bei allen übrigen Hirnteilen der Trockensubstanzgehalt vom 12. e-Tag bis Schlüpftag und teilweise auch darüber hinaus stetig abnimmt, weist die entsprechende Kurve des Stammrestes in diesem Zeitraum gestreckte S-Form auf.

Der Trockensubstanzgehalt nimmt ab vom 12.—14. Tag, steigt dann wieder an bis zum 18. Tag um hierauf erneut bis zum Schlüpftag leicht abzusinken. Nach dem Schlüpfen steigt der Trockensubstanzgehalt ohne Unterbruch oder temporäre Intensivierung allmählich an. In der Postembryonalperiode zeigen Stammrest und Hemisphären die ausgeglichenste Trockensubstanzzunahme.

Corpora bigemina.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 9).

Die Corpora bigemina weisen an 12. Embryonaltag ein Gewicht von 9,7 mg auf. Mit 9,2% des Adultgewichts stehen sie an diesem Tag von allen Hirnteilen der Adultnorm am nächsten. Die grosse Aehnlichkeit ihres allgemeinen Wachstumsverlaufs mit jenem des Stammrestes ist deutlich. Vom 12. Embryonaltag bis zum 2. Postembryonaltag zeigen sich jedoch bedeutende Unterschiede. Während das Stammrestwachstum, wie bereits beschrieben, eine Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit bis zum 18. Embryonaltag zeigt, weist diese bei den Corpora bigemina während der ganzen untersuchten Embryonalentwicklung sinkende Tendenz auf. Am Schlüpftag haben die Corpora bigemina mit 20,4 mg Gewicht bereits 19,4% ihrer Adultnorm erreicht und stehen damit bloss 1,7% hinter dem entsprechenden Wert des Stammrestes. Diese beiden Werte stehen sehr hoch über jenen der Hemisphären (6,1%) und Cerebellum (4,5%). Es wird damit schon klar, dass die Entwicklung der letzten beiden Hirnteile zur Hauptsache nicht in der Embryonalzeit stattfindet, sondern zum weitaus grössten Teil in die Postembryonalperiode verlegt ist.

Vom Schlüpftag an erfährt die Wachstumsgeschwindigkeit der Corpora bigemina eine sehr starke Steigerung bis zum 2. Postembryonaltag, worauf sie absinkt. Es zeigt sich in dem soeben besprochenen Entwicklungsabschnitt ein wesentlicher Unterschied im Verhalten von Corpora bigemina und Stammrest, indem der Stammrest bereits vom Schlüpftag an sinkende Wachstumsgeschwindigkeit aufweist. Die Periode der gesteigerten Wachstumsgeschwindigkeit ist beim Stammrest in ihrem Beginn gegenüber den Verhältnissen bei den Corpora bigemina um 3 Tage vorverschoben und damit in die Embryonalzeit verlegt; sie dauert

so 1 Tag länger als bei den Corpora bigemina. Gemäss dem hohen prozentualen Anteil der beiden besprochenen Hirnteile an ihrer Adultnorm am Schlüpftag verläuft ihr gesamtes postembryonales Wachstum bedeutend flacher als bei Hemisphären und Cerebellum. Am 5. Postembryonaltag werden die Corpora bigemina vom Cere-

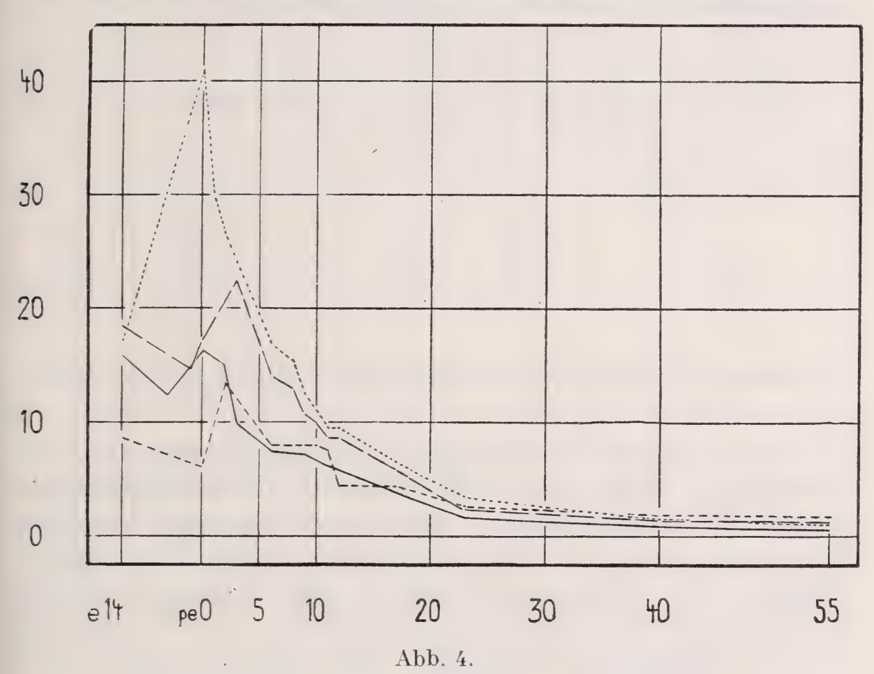


Abb. 4.
Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile. Frischgewicht.

bellum gewichtsmässig übertroffen. Vom 5.—35. Postembryonaltag erscheint der Wachstumsverlauf der Corpora bigemina beinahe parallel mit jenem des Stammrestes. Ihre Wachstumsgeschwindigkeit überwiegt jene des Stammrestes etwas. Während nun der Stammrest die Tendenz der sinkenden Wachstumsgeschwindigkeit unverändert beibehält, zeigen die Corpora bigemina nach der 5. Postembryonalwoche eher konstante Wachstumsgeschwindigkeit, die bis zum Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode anhält. Hier (55. Postembryonaltag) weisen die Corpora bigemina ein Mehrgewicht von 9% gegenüber ihrer Adultnorm auf. Bis zu welchem Zeitpunkt der Juvenilzeit diese Uebergewichtszunahme noch

andauert, kann natürlich hier nicht entschieden werden. Der Vergleich mit dem Trockengewichtswachstum zeigt, dass die Ursache des Uebergewichts im Wassergehalt zu suchen ist. Wie bereits bei der Besprechung des Wachstums des Gesamthirns erwähnt, bilden die Corpora bigemina den einzigen Hirnteil, der dieses Phänomen aufweist.

Tabelle 4.

Micropus m. melba L. Hirngewicht in % des Körpergewichts.

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12	1,40	0,07	1,51	1,59	4,59
pe 0	0,78	0,17	0,39	0,75	2,10
ad	0,71	0,21	0,11	0,2	1,24

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 1, 2, 3, 10).

Wie alle anderen Hirnteile zeigen die Corpora bigemina in der untersuchten Embryonalperiode konstante Wachstumsgeschwindigkeit des Trockengewichts. Die Corpora bigemina vermehren ihr Trockengewicht in der Embryonalzeit weitaus am geringfügigsten. Ihr Vermehrungsfaktor für diese Zeitspanne beträgt 1,52 gegenüber den bedeutend höheren Werten von 3,92, 4,59 und 3,75 bei Hemisphären, Cerebellum und Stammrest. Trotz dieses sehr geringen embryonalen Wachstumsertrags beträgt ihr prozentualer Anteil am Adulttrockengewicht am Schlüpftag bereits 10%. Der Stammrest hat an diesem Tag 12,5% seines Adulttrockengewichts erreicht während Hemisphären und Cerebellum weit niedrigere Werte, nämlich 4,1% und 2,7% aufweisen. Die gegensätzlichen Verhaltensweisen von Corpora bigemina und Stammrest einerseits und Hemisphären und Cerebellum anderseits treten auch hier wiederum deutlich hervor.

Im gesamten entspricht der Verlauf des Trockengewichtswachstums der Corpora bigemina durchaus jenem des Frischgewichtswachstums, wenn auch die Kurve beim ersteren bedeutend flacher ist. Nach dem Schlüpfen erfolgt eine starke Steigerung der Geschwindigkeit bis zum 2. Postembryonaltag, worauf sie absinkt, was weniger intensiv erscheint als im entsprechenden Abschnitt

des Frischgewichtswachstums. Ein Uebergewicht an Trockensubstanz gegenüber der Adultnorm tritt nicht in Erscheinung. Mit leichter Tendenz zur Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit steht das Trockengewichtswachstum in diesem Entwicklungsabschnitt im Gegensatz zur Frischgewichtszunahme. Das Uebergewicht der Frischsubstanz, in unserem Falle also der höhere Wassergehalt der Corpora bigemina in diesem Zeitraum gegenüber dem Adultzustand, ist wahrscheinlich darin zu suchen, dass die Corpora bigemina in der späteren Postembryonalperiode gegenüber dem Adultzustand

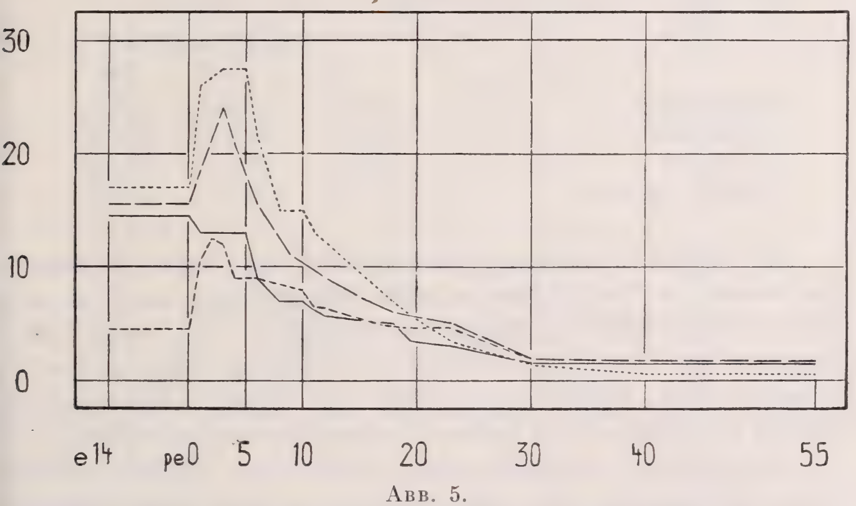


ABB. 5.

Wachstumsgeschwindigkeit der Hirnteile. Trockengewicht.

grössere Ventrikel aufweisen, die, wie alle Hirnventrikel, mit Liquor gefüllt sind.

Die Corpora bigemina besitzen am 12. Embryonaltag bereits 6,5% ihrer Adulttrockensubstanz, die Hemisphären an diesem Tag bloss 1,04% und das Cerebellum 0,6%. Trotzdem weisen die Hemisphären am 55. Postembryonaltag fast den gleichen Wert wie die Corpora bigemina (85,8%), nämlich 84,3% und das Cerebellum sogar 90,8% auf.

Der Trockensubstanzgehalt der Corpora bigemina sinkt vom 12. Embryonaltag bis zum 2. Postembryonaltag ab und bleibt konstant bis zum 10. Tag. Hierauf erfolgt ein leichter Anstieg bis zum 22. Tag. Vom 22. zum 25. Tag steigt der Gehalt stark an. Nach dem 25. Tag folgt eine Periode kontinuierlicher Zunahme.

Die allgemeinen Proportionsverschiebungen des Trockengewichts sind am 55. Postembryonaltag, wo nach übereinstimmenden Untersuchungen von ARN (1945) und mir der junge Alpensegler das Nest in flugfähigem Zustand verlässt, noch bei weitem nicht abgeschlossen. Die Corpora bigemina weisen im Adultzustand den höchsten Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile auf, nämlich 27,6%. Am 55. Postembryonaltag besitzen sie erst einen solchen von 21,7%. Sie stehen entwicklungsmässig von allen Hirnteilen am weitesten zurück.

Die folgende Zusammenstellung diene als Vergleich:

	Trockensubstanzgehalt		
	55. Tag	adult	Diff.
Hemisphären	18,4 %	20,0 %	1,6 %
Cerebellum	21,0 %	22,9 %	1,9 %
Stammrest	23,8 %	25,8 %	2 %
Corpora bigemina	21,7 %	27,6 %	5,9 %

Die entwicklungsmässige Sonderstellung der Corpora bigemina, die bereits im Vorhandensein eines Mehrgewichts am Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode angedeutet wird, kommt hier prägnant zum Ausdruck. Der trotz dieses Mehrgewichts an Frischsubstanz noch relativ kleine Wert des Trockensubstanzgehalts scheint ebenfalls auf die Existenz voluminöserer Ventrikel, als sie im Adultzustand vorhanden sind, hinzuweisen. Untersuchungen über das Wachstum der Augen im Frisch — und Trockengewicht liessen keine Beziehungen zur Wachstumsart der Corpora bigemina erkennen.

CEREBELLUM.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9; Abb. 20-23).

Das Cerebellum weist am 12. Embryonaltag ein Frischgewicht von 0,5 mg auf, d. h. 0,25% seines Adultfrischgewichts. Auf dieser Stufe stellt es also den absolut und relativ kleinsten Hirnteil dar. Entsprechend der allgemeinen Regel, dass Organe mit geringer Anfangsgrösse intensives Wachstum aufweisen, verhält sich das Wachstum des Cerebellum. In seinem ganzen Wachstumsverlauf steht das Cerebellum demjenigen der Hemisphären am nächsten. Als einziger Hirnteil weist es in der gesamten untersuchten Embryonalzeit steigende Wachstumsgeschwindigkeit auf. Diese an-

nähernd konstante Wachstumsintensivierung dauert also 9 Tage, während sie beim Star, der ähnliches cerebellares Verhalten aufweist, bloss 1 Tag dauert: vom Schlüpftag bis zum 1. Postembryonaltag. Beim Schlüpfen ist sein Gewicht immer noch absolut und relativ das kleinste von allen Hirnteilen, obschon es sein Gewicht in der Embryonalzeit (12. bis 21. e-Tag) um das 17,8 fache vermehrt hat und nun ein Gewicht von 8,9 mg aufweist. Es ver-

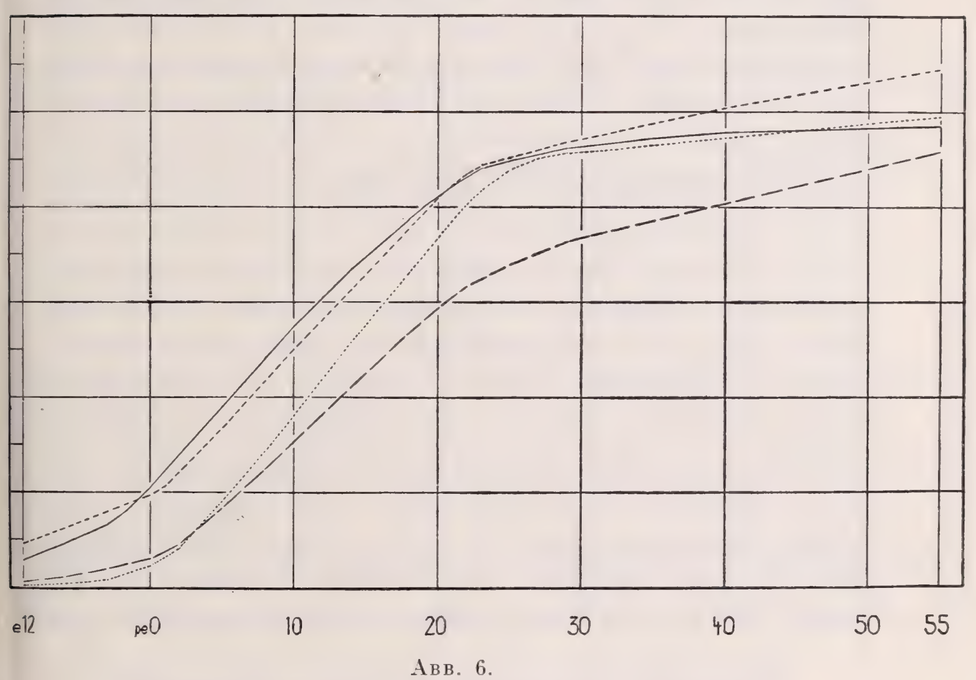


Abb. 6.
Frischgewicht der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts.

mehrt also sein Anfangsgewicht rund 4 mal mehr als die Hemisphären, die an sich schon einen Vermehrungsfaktor aufweisen, der bedeutend über jenem von Corpora bigemina und Stammrest steht.

Der Vergleich mit den Verhältnissen beim Star zeigt, dass das Cerebellum beim Alpensegler in der Embryonalzeit jedenfalls grössere Wachstumsintensität aufweist als dort. Ein Vergleich mit den embryonalen Verhältnissen beim Star ist allerdings insofern schwer zu führen als dieser eben eine weit geringere Embryonalzeit hat und zudem von dieser aus technischen Gründen lediglich die fünf letzten Tage untersucht werden konnten.

Am Schlüpftag erreicht die Wachstumsgeschwindigkeit beim Cerebellum den weitaus höchsten Wert von allen Hirnteilen (41,0). Die Hemisphären kommen ihm am 3. Postembryonaltag mit 22,5 am nächsten. Nach dem Schlüpfen sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit rapid ab. Sie erreicht bereits am 1. Postembryonaltag den Wert 30,1, am 6. Tag den Wert 17,1. Doch wird seine Wachstumsgeschwindigkeit erst am 35. Postembryonaltag übertroffen von jener der Corpora bigemina und erst am 45. Tag von jener der Hemisphären. Trotz der raschen Abnahme der Wachstumsgeschwindigkeit nach dem Schlüpfen wird das Gewicht des Kleinhirns in den ersten 5 Tagen der Postembryonalzeit um das 3,93 fache vermehrt. Der gesamte postembryonale Wachstumsertrag des Cerebellum entspricht ungefähr demjenigen beim Star. Alpensegler: 22,02; Star: 23,3. Wie in der Embryonalzeit, so ist auch der Wachstumsertrag des Cerebellum in der postembryonalen Entwicklung weitaus der höchste von allen Hirnteilen. Am nächsten kommt ihm der Ertrag der Hemisphären mit dem entsprechenden Vermehrungsfaktor 16,26. Für Corpora bigemina und Stammrest ergeben sich die relativ sehr geringen Werte 5,14 resp. 4,73. Auch hier zeigt sich wieder das ähnliche Verhalten von Cerebellum und Hemisphären einerseits und Corpora bigemina und Stammrest anderseits. Am 55. Postembryonaltag besitzt das Cerebellum bereits 98,9% seines Adultfrischgewichts und steht damit gewichtsmässig auf der gleichen Entwicklungsstufe wie der Stammrest, der an diesem Tag 97% seiner Adultnorm an Frischgewicht erreicht hat. Vergleicht man nun die beiden entsprechenden Anfangswerte, kann

Tabelle 5.

Micropus m. melba L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum. Wachstumskonstante α.

Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12—15	0,69	1,23	0,37	0,68	0,60
15—18	0,96	1,71	0,48	0,66	0,75
18—21	0,60	1,28	0,24	0,59	0,56
pe 0—5	0,66	0,91	0,36	0,38	0,55
5—10	1,08	1,26	0,72	0,68	0,95
10—29	1,00	1,08	0,72	0,59	0,90

man sich ein Bild von dem enorm unterschiedlichen Wachstumsverhalten dieser beiden Hirnteile machen:

Das Cerebellum besitzt am 12. Embryonaltag wie bereits festgestellt, bloss 0,25% seines Adultfrischgewichts, der Stammrest aber bereits 5,4%. Am Schlüpftag hat sich das Verhältnis kaum geändert: das Cerebellum steht mit seinem Wert von 4,5% sehr weit unter jenem des Stammrestes, der hier bereits 21,1% seines Adultfrischgewichts erreicht hat.

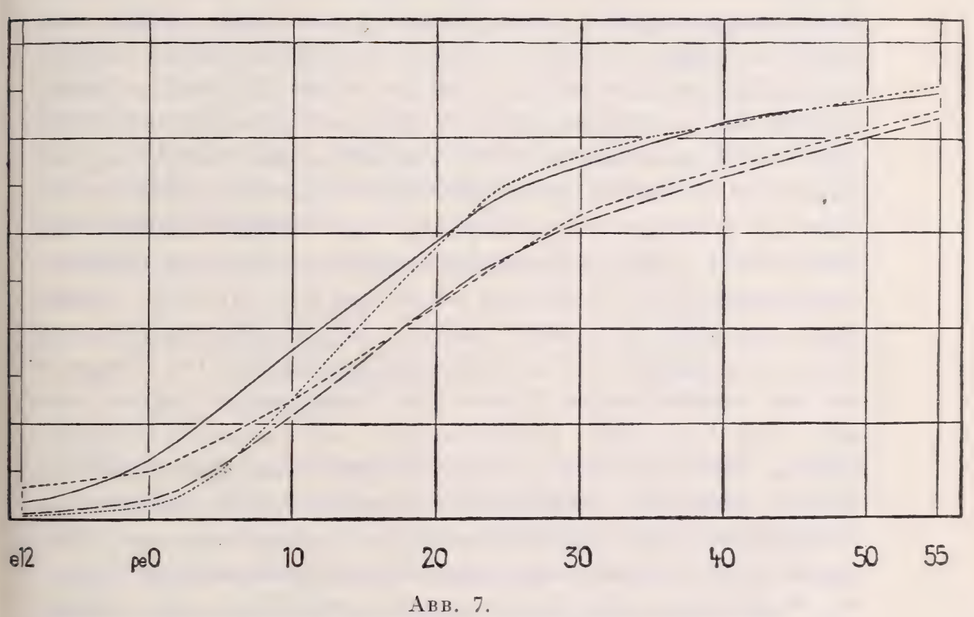


ABB. 7.
Trockengewicht der Hirnteile in Prozenten ihres Adultgewichts.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Das Trockengewicht nimmt in der untersuchten Embryonalzeit mit konstanter Geschwindigkeit zu. Das Cerebellum verhält sich also hier wie alle anderen Hirnteile. Wie beim Frischgewichtswachstum zeigt auch der Ertrag an Trockengewicht in der Embryonalzeit den höchsten Wert. (Vergl. Tab. 2.) Der prozentuale Anteil am Adulttrockengewicht beträgt am Schlüpftag 2,7% und steht damit von allen Hirnteilen am weitesten zurück. Die Wachstumsgeschwindigkeit wird nach dem Schlüpfen stark gesteigert

bis zum 3. Tag und bleibt dann konstant bis zum 5. Tag, worauf sie abzusinken beginnt. Nach dem 10. Tag verringert sich die Geschwindigkeit bedeutend rascher als im entsprechenden Abschnitt des Frischgewichtswachstums. Die absteigende Kurve schneidet nacheinander jene der Hemisphären (20. Tag), der Corpora bigemina (ungef. 21. Tag) und die Stammrestkurve am 28. Tag. Am 55. Tag besitzt das Cerebellum 90,8% seines Adulttrockengewichts und steht damit auf gleicher Höhe wie der Stammrest mit 89,7%. Wie bei allen anderen Hirnteilen, ausser dem Stammrest, sinkt der Trockensubstanzgehalt in der Embryonalzeit stetig ab und zwar beim Cerebellum weitaus am intensivsten. Diese Abnahme dauert bis zum 3. Postembryonaltag. Von hier weg erfolgt intensive Steigerung bis zum 6. Tag, worauf die Zunahme kontinuierlich verläuft. Der Trockensubstanzgehalt des Cerebellum am Schlüpftag mit rund 14% entspricht jenem der Corpora bigemina. Er ist etwas höher als derjenige der Hemisphären und niedriger als jener des Stammrestes. Am 3. Postembryonaltag erreicht der Trockensubstanzgehalt des Cerebellum seinen und aller Hirnteile tiefsten Stand, nämlich 12% (adult 22,9%). Am 55. Postembryonaltag fehlen ihm gegenüber der Adultnorm noch 1,9%. Der Vergleich mit den entsprechenden Werten von Hemisphären, Corpora bigemina und Stammrest veranschaulicht die enorme Wachstumsleistung des Cerebellum in der Postembryonalphase besonders deutlich. Schon am 5. Postembryonaltag überholt es nacheinander Hemisphären und Corpora bigemina und nähert sich am 15. Tag mit rund 17% Trockensubstanzgehalt dem Stammrestwert. Vom 6. bis 30. Tag steht sein Trockensubstanzgehalt weit über demjenigen der Corpora bigemina. Im Adultzustand dagegen steht der Trockensubstanzgehalt der Corpora bigemina von allen Hirnteilen an erster und derjenige des Cerebellum an dritter Stelle. Diese Entwicklungsphase zeigt sich gegenüber dem Adultzustand in dieser Hinsicht besonders stark disproportioniert. Es dauert also bis fast in die Mitte der 5. Postembryonalwoche bis hierin Adultähnlichkeit erreicht wird.

Hemisphären.

Frischgewicht (Abb. 1, 3, 4, 6; Tab. 2, 3, 4, 9).

Das Hemisphärengewicht am 12. Embryonaltag beträgt 9 mg, das sind 1,3% des Adultgewichts. Von den Hirnteilen stehen sie

damit gewichtsmässig an dritter Stelle. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Hemisphären nimmt bis zum 20. Embryonaltag ab und steigt dann bis zum 3. Postembryonaltag ziemlich gleichmässig an. Entsprechend der allgemeinen Regel über die Beziehungen zwischen Anfangsgewicht eines Organs und dessen Wachstumsintensität (vergl. die Beschreibung des cerebellaren Wachstums) verhalten sich bis zu einem gewissen Grad auch die Hemisphären. Sutter hat dies beim Hemisphärenwachstum des Stars nicht bestätigen können. Unsere Feststellung weist also auf tiefere strukturelle Unterschiede der Hemisphären in beiden Gruppen hin. Hemisphären und Cerebellum, die beim adulten Alpensegler die beiden grössten Hirnteile bilden, stehen zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnitts gewichtsmässig zuunterst. Entsprechend ihres relativ geringen Anfangsgewichts erreicht der Wachstumsertrag während der Embryonalzeit einen höheren Wert als bei den anderen Hirnteilen.

Vermehrungsfaktoren: 12. e-Tag bis Schlüpftag.

Hemisphären	4,55
Cerebellum	17.80
Corpora bigemina	2,10
Stammrest	3.85

Hemisphären und Cerebellum entsprechen einander in ihrer embryonalen Wachstumsweise weitgehend. Allerdings ist der Gegensatz zum Stammrest nicht sehr auffällig. Nach dem 3. Postembryonaltag nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit der Hemisphären stark ab. Sie steht aber immer noch hoch über jener von Corpora bigemina und Stammrest und wird bloss von der cerebellaren Wachstumsgeschwindigkeit übertroffen. Erst am 22. Postembryonaltag sinkt ihre Geschwindigkeit ab unter jene der Corpora bigemina. Vom 12. Embryonaltag bis nach Ende der 3. Postembryonalwoche sind es also Hemisphären und Cerebellum, die die höchsten Werte der Wachstumsgeschwindigkeit aufweisen. Das wird auch deutlich beim Vergleich der Vermehrungsfaktoren. Vom Schlüpftag bis zum 10. Postembryonaltag vermehren die Hemisphären ihr Gewicht um das 4,96 fache, das Cerebellum um das 7,96 fache. Sehr viel tiefer liegen hier die Werte von Stammrest (2,62) und Corpora bigemina (2,57).

Die Hemisphären haben am 10. Postembryonaltag trotz ihres

relativ raschen Wachstums erst 30,5% (Schlüpftag: 6,1%) und das Cerebellum 36,1% (Schlüpftag: 4,5%) ihres Adultfrischgewichts

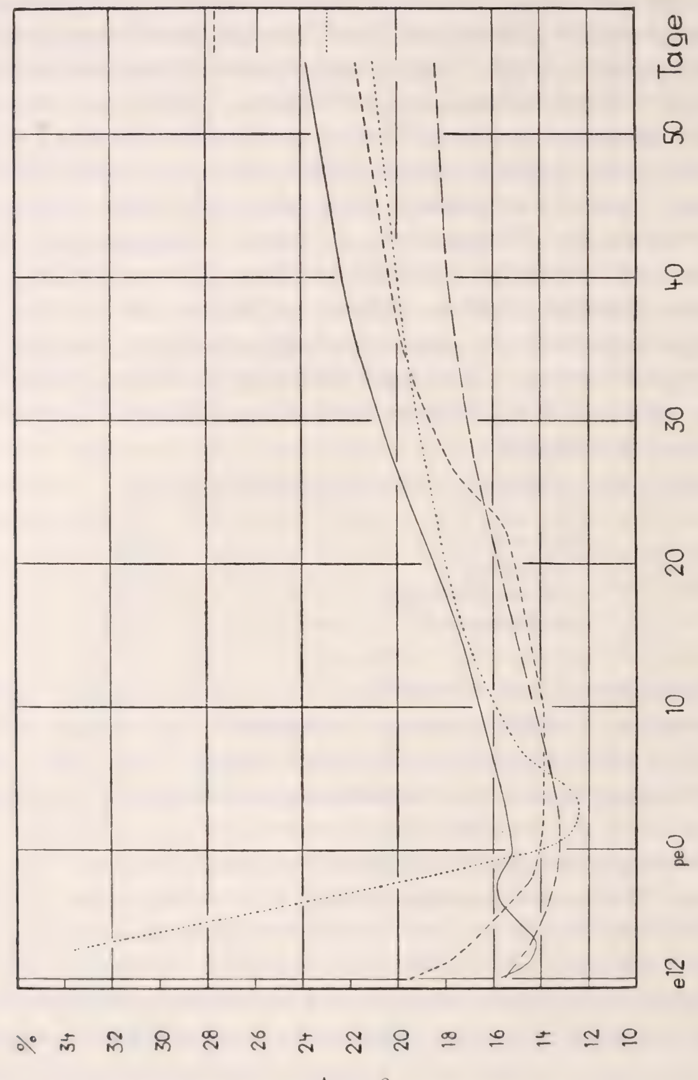


Abb. 8.
Trockensubstanzgehalt der Hirnteile.

erreicht. Diese Werte vom 10. Postembryonaltag erscheinen klein, wenn man bloss die entsprechenden Werte von Corpora bigemina (50%) und Stammrest (55,3%) und nicht auch noch gleichzeitig

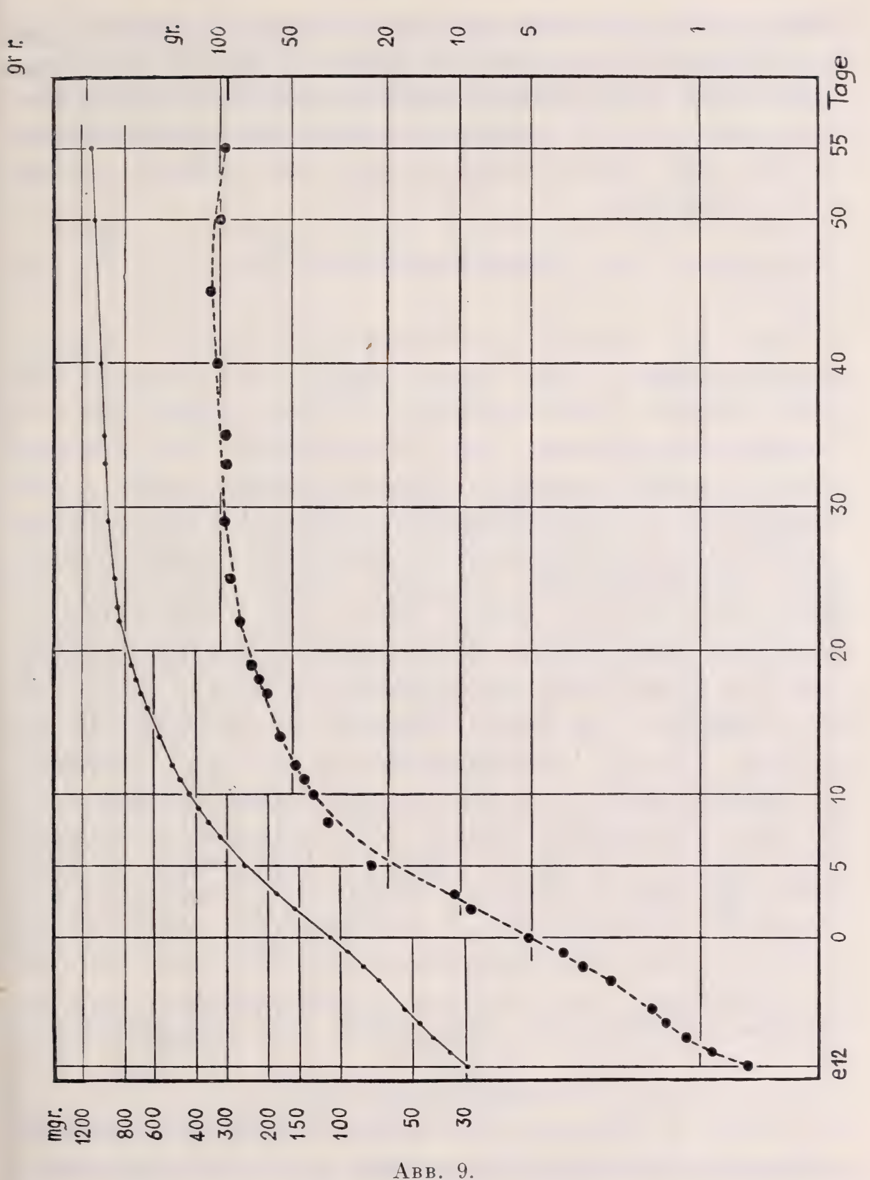


Abb. 9.
Vergleich des Körper- und Hirngewichtswachstums.

die Anfangswerte (Schlüpftag) 19,4% resp. 21,1% in den Vergleich einbezieht. Noch am Ende der praejuvenilen Entwicklungsperiode stehen die Hemisphären mit ihrem Frischgewicht von 91,5% am

weitesten von allen Hirnteilen von der Adultnorm entfernt. (Die Corpora bigemina zeigen ohnehin bereits am 40. Tag ein Mehrgewicht). Dass die Hemisphären mit ihrem postembryonalen Wachstumsertrag von 16,26 jenem des Cerebellum (22,02) trotzdem am nächsten steht, ist im Hinblick auf ihre relativ geringen Anfangswerte verständlich.

Trockengewicht und Trockensubstanzgehalt (Abb. 2, 5, 7, 8; Tab. 2, 10).

Nach mit konstanter Geschwindigkeit erfolgtem Trockengewichtswachstum in der Embryonalzeit, erfährt dieses erst nach dem Schlüpfen, nicht bereits am 20. Embryonaltag wie beim Frischgewichtswachstum, eine Beschleunigung. Die Steigerung dauert ebenfalls bis zum 3. Postembryonaltag, mithin 1 Tag weniger lang als im Frischgewichtswachstum. Bis zum Schlüpfen vermehren die Hemisphären ihr Trockengewicht um das 3,92 fache. Dieser Wachstumsertrag entspricht ungefähr demjenigen des Stammrestes (3,75) im gleichen Zeitraum. Nach dem 3. Postembryonaltag erfolgt ein stetes Absinken der Wachstumsgeschwindigkeit. Ihre Werte bleiben bis ungefähr zum 20. Tag unter jenen des Cerebellum. Von diesem Zeitpunkt an übersteigen sie die letzteren. Vom 30. Postembryonaltag an ist die Wachstumsgeschwindigkeit gleich gross wie jene der Corpora bigemina. Auch bei der Trockengewichtszunahme stehen die embryonalen und postembryonalen Wachstumserträge von Hemisphären und Cerebellum von allen Hirnteilen am höchsten. Die Hemisphären vermehren ihr Trockengewicht in der Postembryonalzeit um das 24,3 fache, und das Cerebellum sogar um das 37,5 fache. Trotz der für Hemisphären und Cerebellum charakteristischen, stark gesteigerten Wachstumsweise, durch welche sie sich scharf von jener der anderen Hirnteile unterscheiden, stehen die beiden Teile dennoch am Schluss der praejuvenilen Entwicklung in bezug auf ihre Werte in Prozenten des Adulttrockengewichts recht weit auseinander. Die Hemisphären erreichen am 55. Postembryonaltag 84,3% und das Cerebellum 90,8% des Adulttrockengewichts. Das Trockengewichtswachstum der Hemisphären scheint also gegenüber jener aller anderen Hirnteile beträchtlich verzögert. (Vergl. Abb. 7.) Es kommen in diesem Zahlenvergleich die Eigentümlichkeiten der einzelnen Hirnteile zur Geltung. Vergegenwärtigt man

sich die einfache Bauart des Cerebellum und der Corpora bigemina und die grossen Differenzierungen im Vorderhirn, vor allem aber im Corpus striatum, so wird der langsamere Aufbau der Trockensubstanz in den Hemisphären verständlich.

Tabelle 6.

Micropus m. melba L. Vergleich von Hirn- und Körperwachstum. Relativer Vermehrungsfaktor.

Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Str.	total
e 12—21	0,56	2,19	0,25	0,47	0,47
pe 0—ad	0,90	1,22	0,28	0,26	0,58

Der Trockensubstanzgehalt der Hemisphären sinkt ab bis in die Zeit vom Schlüpftag bis 3. Postembryonaltag, während welcher Zeit er beinahe konstant bleibt. Die Werte schwanken zwischen 13,1 und 13,5%. Nach dem 3. Postembryonaltag beginnt ein völlig kontinuierlicher Anstieg. Nach der 2. Postembryonalwoche bis ungefähr zum 40. Tag verläuft die Kurve mit jener des Cerebellum durchaus parallel. Während die Cerebellarkurve gleichsinnig weitergeht, sinkt jene der Hemisphären leicht ab. Die Trockensubstanzzunahme in den Hemisphären erleidet also gegenüber jener des Cerebellum eine leichte Einbusse. Am 55. Postembryonaltag besitzen die Hemisphären 18,4% Trockensubstanzgehalt gegenüber 20,0% im Adultzustand. Sie stehen so mit dem Cerebellum mit 21,0% am 55. Tag und 22,9% Adulttrockensubstanzgehalt der Adultnorm etwas näher als der Stammrest (23,8% und 25,8%).

4. VERGLEICH VON HIRN- UND KOERPERWACHSTUM

Embryonales Wachstum.

Totalhirn (Abb. 10, 11; Tab. 4, 5, 6, 9).

Der relative Anteil des Hirngewichts am Gesamtkörpergewicht beträgt am 12. Embryonaltag 4,59%. Bis zum Schlüpftag sinkt der Anteil ab auf 2,10%. Während sich das Gesamthirngewicht in dieser Zeit um das 3,72 fache vermehrt, beträgt der entsprechende Wert für das Körpergewicht 8,12. Sutter fand bei den embryonalen Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn- und Körpergewicht vom

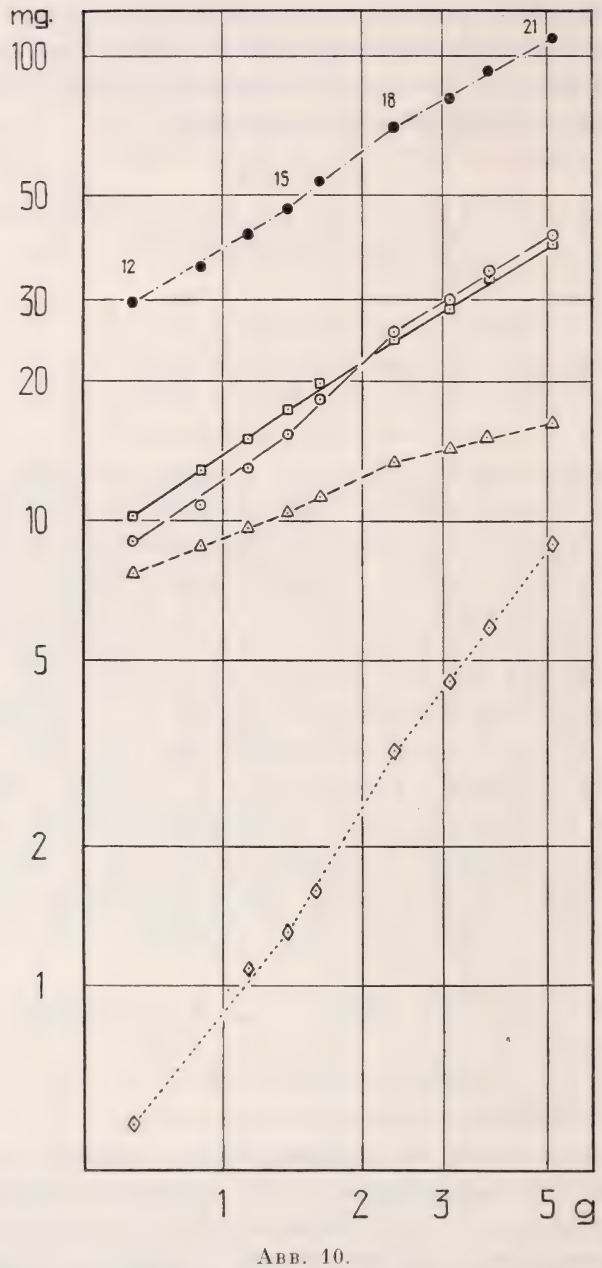


ABB. 10.

Embr. Wachstum des Hirns und der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums. Frischgewicht.
Die Werte der Big. sind um 1 Einheit nach unten verschoben.

Star während der ganzen Dauer des untersuchten Embryonalabschnitts Konstanz. Beim Hühnchen aber ergaben sich ähnliche embryonale Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn — und Körpergewicht wie beim Alpensegler. Diese folgen dem Gesetz der einfachen Allometrie, d. h., die Wachstumsgeschwindigkeiten von Hirngewicht und Körpergewicht stehen etappenweise zueinander in konstantem Verhältnis. (Tab. 5.)

Es lassen sich im untersuchten Embryonalabschnitt, d. h., vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag, 3 Etappen zu je 3 Tagen unterscheiden (Abb. 10):

1. 12.—15. Tag. Wachstumskonstante 0,60. Das Hirn wächst beträchtlich langsamer als der Körper.
2. 15.—18. Tag. Wachstumskonstante 0,75. Das Hirnwachstum erfährt in dieser Zeit eine Steigerung, bleibt aber wesentlich hinter jenem des Körpers zurück.
3. 18.—21. Tag. Wachstumskonstante 0,56. Die vorhergehende Steigerung des Hirnwachstums vom 15.—18. Tag macht wiederum einem verlangsamteren Wachstum Platz. Die relative Wachstumsgeschwindigkeit sinkt unter den Wert des ersten Allometrieabschnitts.

Es ergibt sich zunächst, dass Segler und Star abweichende embryonale Wuchsart aufweisen.

Viel aufschlussreicher scheint mir der Vergleich mit dem Wachstum des Huhnes. Die Embryonalperioden von Huhn und Alpensegler sind praktisch gleich lang. Ein direkter Vergleich der embryonalen Entwicklung darf also geführt werden. Das teils gleiche, teils stärkere Wachstum des Gesamthirns beim Huhn in einzelnen Etappen der Embryonalzeit darf wohl in Zusammenhang gebracht werden mit dem Verhalten des Huhnes als Nestflüchter. *Demgegenüber zeigt der Alpensegler als extremer Nesthocker in den Beziehungen Hirngewichtswachstum — Körpergewichtswachstum für das erstere durchwegs negative Allometrie*. Gleiches Verhalten zeigt auch der Nesthocker Star. Auffallend ist indessen auch der Umstand, dass die letzten 3 der 4 von Sutter beim Huhn unterschiedenen Allometrieabschnitte in sehr weitgehender Weise mit entsprechenden

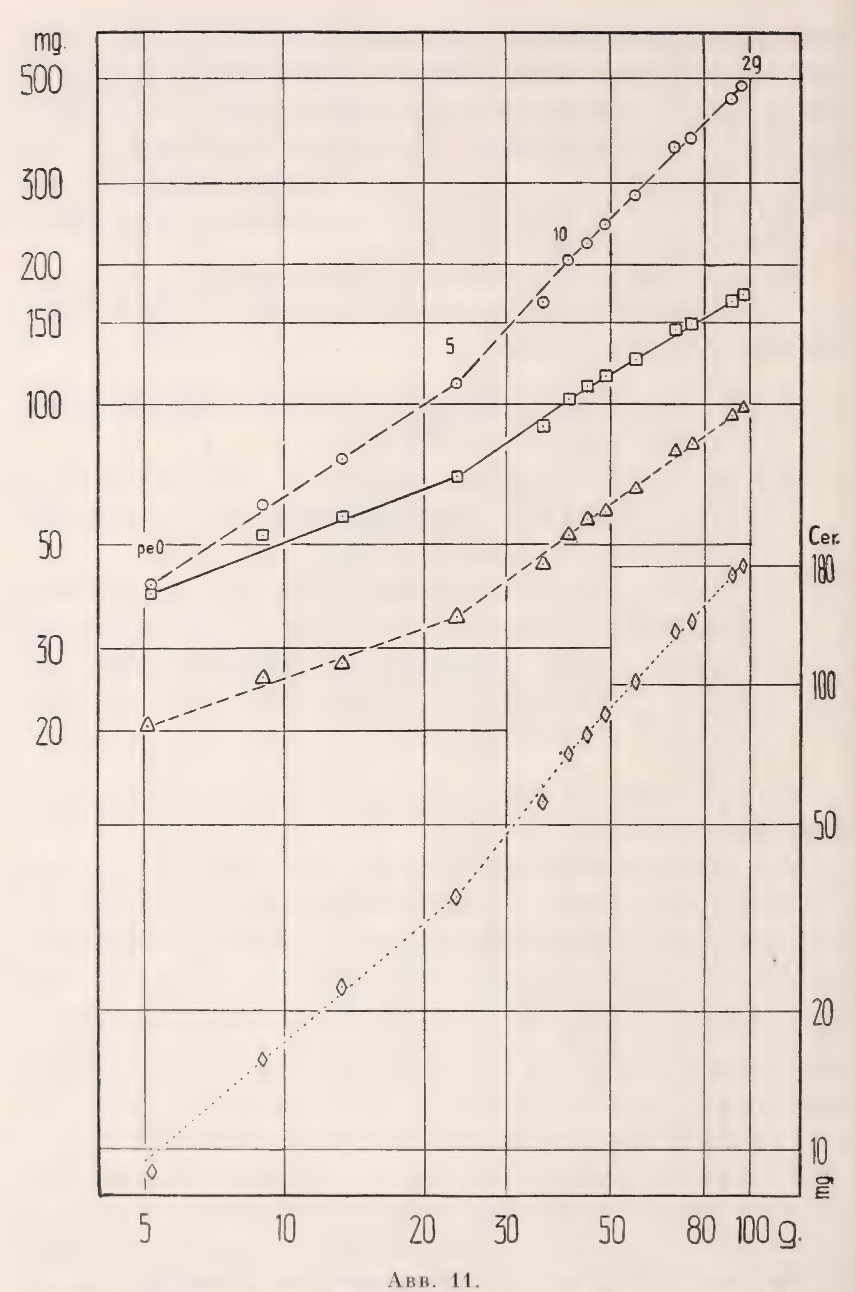


ABB. 11.
Postembr. Wachstum der Hirnteile als Funktion des Körperwachstums. Frischgewicht.

Abschnitten beim Alpensegler übereinstimmen.

SUTTERS 1. Allometrieabschnitt (5.—9. Tag) kann nicht in den Vergleich einbezogen werden, da die entsprechenden Untersuchungen beim Alpensegler fehlen, d. h., wegen der Kleinheit des Hirns in diesem frühen Zeitabschnitt nicht möglich waren. Das Gesamthirn des Alpenseglers wiegt am 10. Embryonaltag rund 11 mg, ein Wert, bei dem bereits die möglichen Fehler bei den Präparationen zu gross werden. (Das Hühnchen weist am 10. Embryonaltag bereits ein Total-Hirngewicht von 160,5 mg auf).

Für den 2. Abschnitt, 9.—15./18. Tag fand SUTTER beim Huhn für das Hirn verlangsamtes Wachstum. Seine Wachstumskonstanten für diesen Abschnitt betragen 0,65—0,77. Diesem 2. Abschnitt beim Huhn entspricht, wenigstens teil-

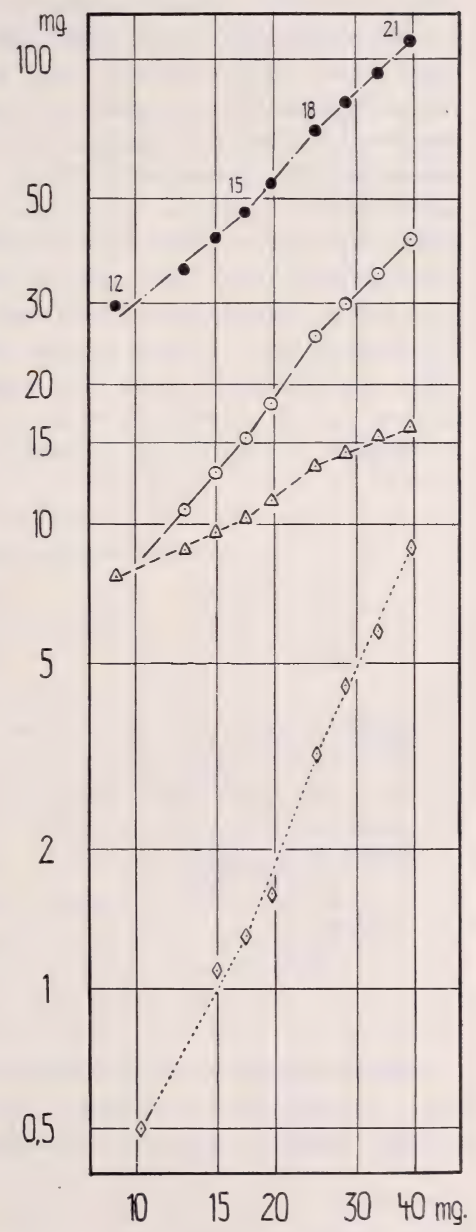


ABB. 12.
Embr. Wachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums. Frischgewicht. Die Werte der Big. sind um 1 Einheit nach unten verschoben. Die Werte für das Gesamthirn wurden lediglich vergleichshalber aufgetragen.

weise, der erste Abschnitt beim Alpensegler (12.—15. Tag) mit der Wachstumskonstanten 0,60. Entsprechend dem 3. Abschnitt beim Huhn, 15./17.—18./19. Tag, zeigt auch der 2. Allometrieabschnitt beim Alpensegler, 15.—18. Tag, gegenüber der vorhergehenden Periode erhöhten Wert, nämlich die Wachstumskonstante 0,75. Auch die 3. (letzte) von mir beim Alpensegler unterschiedene Etappe entspricht der letzten beim Huhn : Beim Alpensegler sinkt die Wachstumskonstante für diesen Allometrieabschnitt (18.—21. Tag), 0,56, unter jene des ersten, 0,60. Entsprechend liegen die Werte in den korrespondierenden Abschnitten beim Huhn: für den letzten Abschnitt beträgt die Wachstumskonstante etwa 0,45 gegenüber der Wachstumskonstanten des 2. Abschnitts 0,65—0,77. Vergleichshalber mögen die entsprechenden Werte einander tabellarisch gegenübergestellt werden:

	Huhn	*Alpensegler*	*Star*
1. *Abschnitt*	0,83-1,03	(nicht gemessen)	
2. *Abschnitt* Huhn: 9.-15./18. Tag . . . . As.: 12.—15. Tag . . . . . Star: 8.—13. (Schlüpf-) Tag	0,65-0,77	0,60	
3. *Abschnitt* Huhn: 15./17.—18./19. Tag . As.: 15.—18. Tag	0,91-1,10	0,75	0,51
4. *Abschnitt* Huhn: 17./19.—21. Tag . . . As.: 18.—21. Tag	ca. 0,45	0,56	

Eine beträchtliche Uebereinstimmung von Huhn und Alpensegler bezüglich ihres Wachstumsverhältnisses Hirngewicht-Körpergewicht ergibt sich aus dieser Zusammenstellung.

Hirnteile.

Die auffallenste Wachstumsweise von allen Hirnteilen zeigt der Stammrest. (Tab. 5.) Die Wachstumskonstanten des 1. und des 2. Allometrieabschnitts (0,68 und 0,66) weichen so geringfügig

voneinander ab, dass man diese beiden Abschnitte als einen einzigen betrachten darf. Auch die Konstante des 3. Abschnitts weicht nicht sehr bedeutend von den beiden ersten ab (0,59). Das Wachstumsverhältnis von Stammrestgewicht zu Körpergewicht darf demnach vom 12. bis 18. Embryonaltag als konstant angesehen werden. Abb. 10 zeigt, dass die Stammrestkurve für den ganzen Embryonalabschnitt beinahe als Gerade erscheint. Während bei allen anderen Hirnteilen die Wachstumskonstante des 2. Abschnitts höher als jene des ersten steht, zeigt diese im 2. Abschnitt bei Stammrest einen niedrigeren Wert als im ersten. D i e s e S o n d e r s t e l l u n g d e s S t a m m r e s t e s e r s c h e i n t i m H i n b l i c k a u f s e i n e B e d e u t u n g a l s E l e m e n t a r a p p a r a t b e s o n d e r s i n t e r e s s a n t.

Dem Wachstum des Stammrestes im 1. und 3. Allometrieabschnitt ist dasjenige der Hemisphären sehr ähnlich. Die Wachstumskonstanten der beiden Hirnteile in je einem der erwähnten Allometrieabschnitte sind durchaus gleichwertig.

	Hem.	Str.
1. Abschnitt	0,69	0,68
3. Abschnitt	0,60	0,59

Im 2. Allometrieabschnitt weichen die Werte beträchtlich voneinander ab (Tab. 5). Als Illustration des Verhaltens der Hemisphären im mittleren, 2. Abschnitt, mag die Feststellung dienen, dass gerade in dieser Zeit vor allem das Corpus striatum enorm an Masse zunimmt, wie eigene, noch nicht veröffentlichte morphologische Untersuchungen der Ontogenese beim Mauer — und Alpensegler ergaben. Bedeutend schwächer wachsen die Corpora bigemina in allen 3 Allometrieabschnitten. Ihr Verhalten entspricht durchwegs demjenigen des Gesamthirns. Mit der Wachstumskonstanten 0,37 im 1. Abschnitt erfährt der Wert im 2. eine leichte Steigerung auf 0,48 und sinkt dann im 3. Abschnitt beträchtlich unter den Wert des 1. Abschnitts ab.

Das Cerebellum wächst in allen 3 Abschnitten bedeutend rascher als der Körper. Es stellt auch den einzigen Hirnteil dar, dessen Wachstumskonstante im 3. Abschnitt nicht wieder absinkt; sie steht vielmehr höher als jene des 1. Abschnitts. Das rasche Wachstum des Cerebellum als dessen charakteristisches Merkmal kommt auch hier sehr deutlich zum Ausdruck.

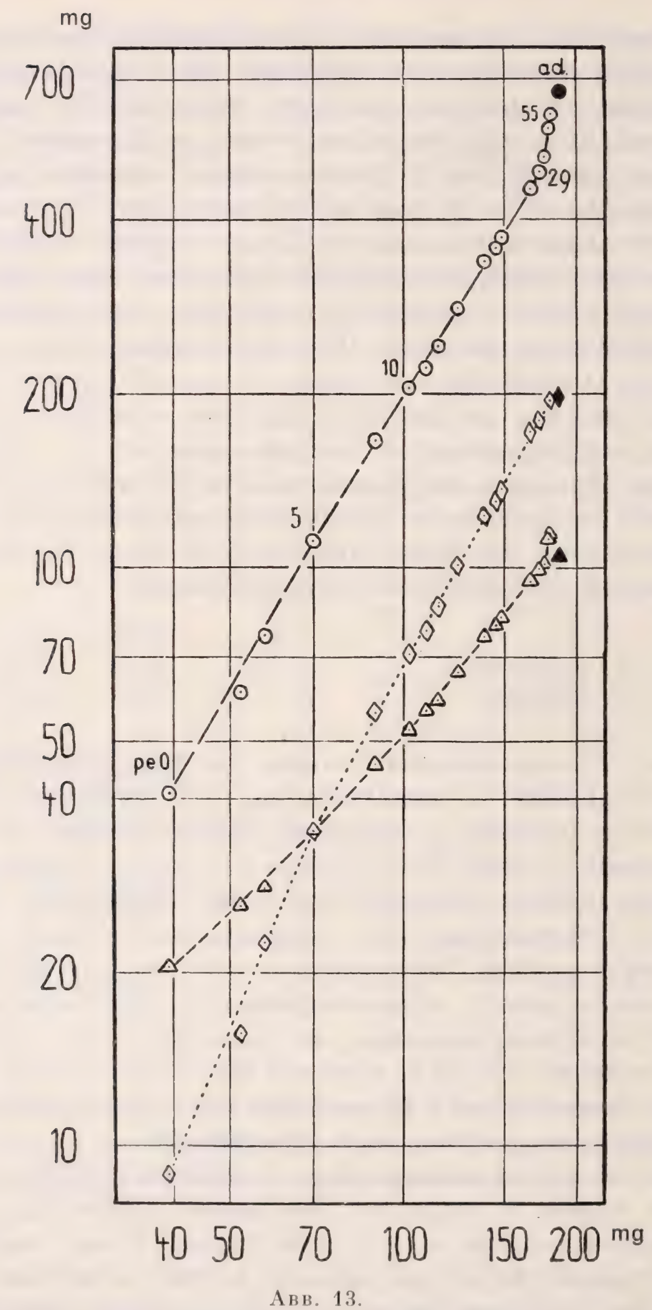


ABB. 13.
Postembr. Wachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums. Frischgewicht.

Postembryonales Wachstum.

Abb. 11.

Im Folgenden soll versucht werden, einen Vergleich zwischen postembryonalem Hirn- und Körperwachstum zu führen. Sutter weist bereits auf die Schwierigkeiten hin, sich über diese postembryonalen Verhältnisse ein klares Bild zu schaffen. Wie der Star, so erreicht auch der Alpensegler in seiner Postembryonalentwicklung ein Körperhochgewicht (Portmann, 1938). Meine eigenen Untersuchungen ergaben ein Hochgewicht von 109,5 g am 45. Postembryonaltag. Arn (1945) fand beim Alpensegler das Hochgewicht am 34. resp. 36. Tag. Die Versuchung ist gross, den Vergleich von Hirn- und Körperwachstum bis zu diesem Zeitpunkt des Maximum auszudehnen. Doch gerade der Umstand, dass meine und Arns Untersuchungen ein Hochgewicht an 2 um 10 Tage auseinander liegenden Daten ergeben, lässt den Wert einer solchen Vergleichsführung in dieser späteren Praejuvenilzeit sehr fragwürdig erscheinen. Diese unterschiedlichen Untersuchungsergebnisse lassen sich erklären: Die Segler als extrem spezialisierte Flieger sind wohl wie kaum eine zweite unserer heimischen Vogelgruppen für einen erfolgreichen Beuteertrag bei ihren ausgedehnten Jagdzügen vollständig von der Witterung abhängig. Sie benötigen, um sich, und in der Aufzuchtszeit auch die Nestlinge genügend ernähren zu können, sonnige und warme Witterung. Ich habe in der von mir benutzten Alpenseglerkolonie bereits nach 3 Regentagen Adulttiere gefunden, die völlig ermattet waren. (Vergl. Heinroth: Die Vögel Mitteleuropas, Band I, S. 271). Wie sehr natürlich in ganz besonderer Weise die im Körperaufbau begriffenen Nestlinge durch den Nahrungsmangel beeinflusst werden, kann man sich leicht vorstellen. Um sichere Mittelwerte des Körpergewichts in der Postembryonalperiode erhalten zu können, brauchte es ein Vielfaches des mir zugänglichen Untersuchungsmaterials und vor allem auch Untersuchungen, die sich über möglichst viele verschieden verlaufende Aufzuchtsperioden erstreckten. Während die Körpergewichtsbestimmung für die einzelnen Stadien der Embryonalentwicklung als zuverlässig betrachtet werden dürfen, müssen die entsprechenden Untersuchungsergebnisse der Postembryonalzeit gerade im Hinblick auf den sehr unterschiedlichen Ernährungszustand der untersuchten Tiere mit gewissem Vorbehalt aufge-

nommen werden. Die individuellen Gewichtsunterschiede innerhalb gleichaltriger Tiere sind derart gross, dass die gefundenen Mittelwerte nur als Annäherungsgrössen betrachtet werden dürfen, und es sind die Voraussetzungen nicht sehr günstig geschaffen, die Wachstumsbeziehungen zwischen Hirn—und Körpergewicht weitgehender analysieren zu können. Ich muss mich daher darauf beschränken, diese postembryonalen Wachstumsbeziehungen in grossen Zügen zu untersuchen. Im Hinblick auf den Umstand, dass, wie erwähnt, über den mittleren Zeitpunkt der Erreichung des Körperhochgewichts keine Klarheit besteht, beschränke ich mich auf die Untersuchung bis zum 29. Postembryonaltag. Die bis zu diesem Datum gewonnenen Körpergewichtsmittelwerte dürfen für meine Untersuchungen als genügend gesichert betrachtet werden.

Bevor zum Vergleich von Hirn — und Körpergewichtswachstum

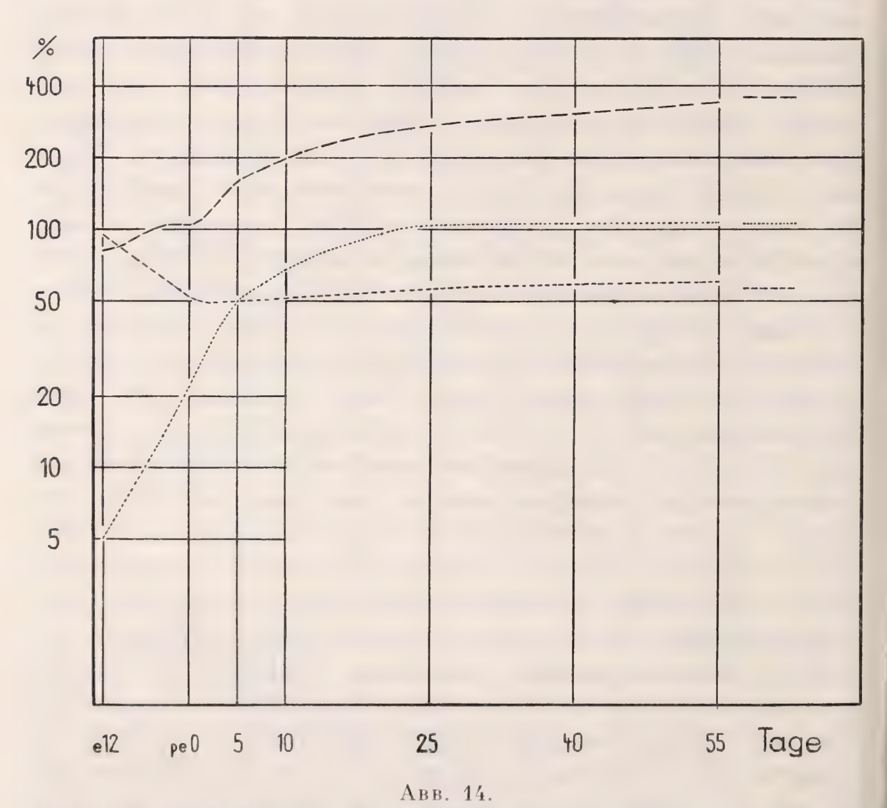


Abb. 14.

Verlauf der Formänderungen des Hirns. Frischgewicht von Hem., Cer. und Big. in Prozenten des Stammrestgewichts.

geschritten werden soll, möge eine kurze Beschreibung des Körperwachstums folgen. (Abb. 9; Tab. 3, 9.) Die Wachstumsgeschwindigkeit sinkt vom 12.—18. Embryonaltag ab, wie es auch beim Totalhirn und dem Stammrest der Fall ist. Darauf folgt eine Wachstumssteigerung, die über den Schlüpftag hinaus bis ungefähr zum 5. Postembryonaltag anhält. (Die Aufnahme des Dottersackes und die Resorption ausserembryonaler Flüssigkeiten, die dem Schlüpfakt voraus gehen, dürften hier das Bild des tatsächlichen Wachstums nicht allzusehr beeinträchtigen.) Nachher sinkt die Wachstumsgeschwindigkeit erneut ab. Bis ungefähr zum 45. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Körpergewichtsmaximum nach eigenen Untersuchungen) verläuft die Wachstumskurve mit jener des Totalhirns praktisch parallel. Darauf sinkt sie bis zum Ende des Entwicklungsabschnitts ab ohne indessen schon den Adultwert zu berühren, während die Wachstumskurve des Totalhirns gleichsinnig weitergeht. Der Körper wächst in der ganzen untersuchten Entwicklungszeit bedeutend rascher als das Gesamthirn. Schon in der Embryonalzeit macht sich ein bedeutender Wachstumsunterschied geltend, wie bereits im ersten Teil dieser Beschreibung erwähnt wurde. Während der Wert des relativen Gewichtsanteils des Gesamthirns am Gesamtkörpergewicht am 12. Embryonaltag noch 4,59% beträgt, ist er am Schlüpftag bereits auf 2,1% abgesunken und beträgt im Adultzustand noch etwas mehr als einen Hundertstel, nämlich 1,24% (Tab. 4). Während das Totalhirngewicht vom Schlüpftag bis zum Adultzustand um das 10,52 fache vermehrt wird, beträgt der entsprechende Vermehrungsfaktor für das Körpergewicht 17,98 (Tab. 2). Vom 19.—40. Postembryonaltag nehmen Hirngewicht und Körpergewicht um das gleiche Vielfache zu.

Vermehrungsfaktor für das Hirngewicht	1,35
Vermehrungsfaktor für das Körpergewicht	1,36

Die relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 6) ergeben für das Hirngewicht folgende Werte:

12.—21. Embryonaltag	0,47
pe.0 — Adultzustand	0,58

Ein ähnliches Absinken des relativen Anteils des Hirngewichts am Körpertotalgewicht wie beim Alpensegler hat SUTTER auch bei Huhn und Star beobachten können. Es scheint die allgemeine Regel zu sein. Der entsprechende Wert am Schlüpftag ist indessen

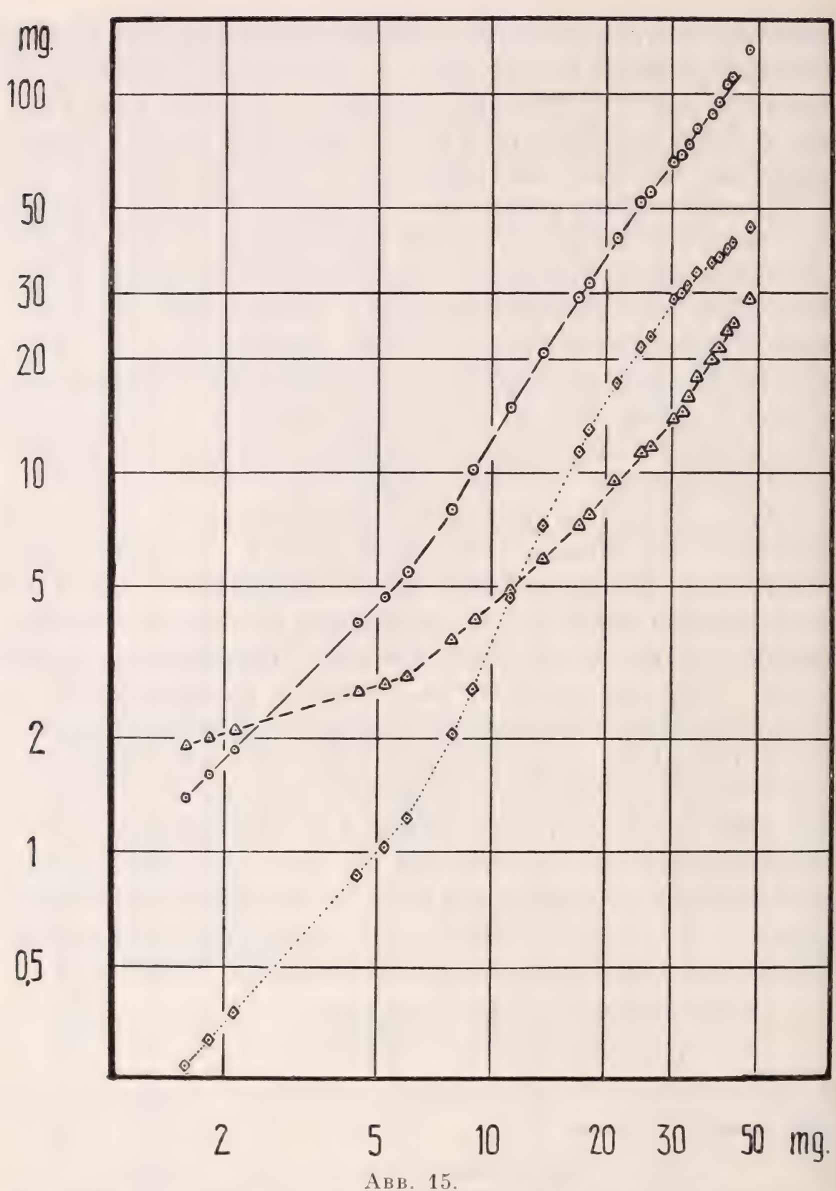


ABB. 15.
Embr. und postembr. Trockengewichtswachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums.

sowohl beim Huhn (2,60%), als auch beim Star (2,92%) bedeutend höher als bei unserem Tier. Der Gewichtsanteil des Adulthirns beim Star ist beinahe doppelt so gross (2,28%) als beim Alpensegler (1,24%).

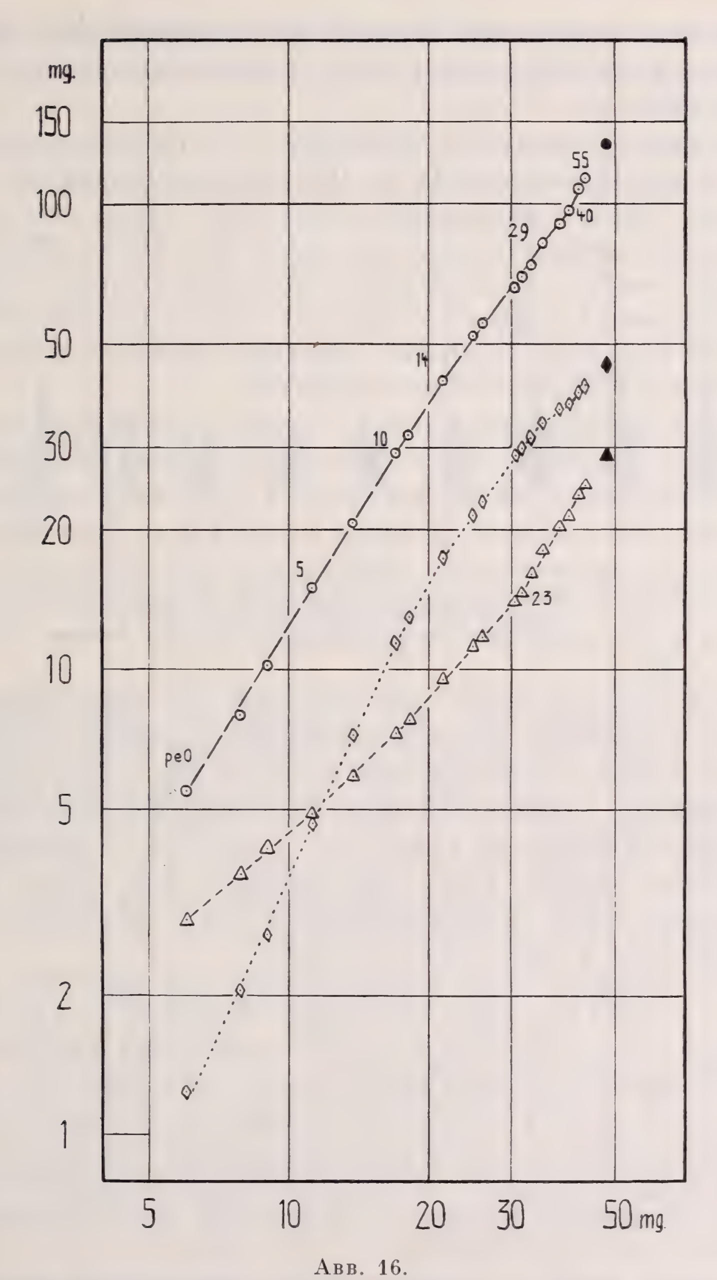


ABB. 16.
Postembr. Trockengewichtswachstum von Hem., Cer. und Big. als Funktion des Stammrestwachstums.

In dem untersuchten Zeitraum der postembryonalen Entwicklung lassen sich zunächst 3 resp. 2 Allometrieabschnitte feststellen (Tab. 5):

1. Allometrieabschnitt [1]: Schlüpftag — 5. Postembryonaltag. Keiner der Hirnteile erreicht die Wachstumsgeschwindigkeit des Körpers. Mit der Wachstumskonstanten 0,91 wächst das Cerebellum, wie übrigens in allen Abschnitten, am stärksten. Weitaus langsamer wachsen die Hemisphären (Wachstumskonstante: 0,66). Noch bedeutend langsamer wachsen die Corpora bigemina (0,36) und der Stammrest (0,38). Ihr verwandter Wachstumscharakter kommt hier wiederum klar zum Vorschein.

2. Allometrieabschnitt: Vom 5.—10. Tag erscheint das Körperwachstum gegenüber dem 1. Abschnitt merklich verlangsamt. Sowohl Cerebellum mit der Konstanten 1,26 wie die Hemisphären mit dem Wert 1,08 wachsen stärker als der Körper. Corpora bigemina und Stammrest zeigen wiederum sehr nahe Werte, nämlich 0,72 resp. 0,68. Das Gesamthirn wächst in diesem Zeitabschnitt praktisch mit derselben Geschwindigkeit wie der Körper (Konstante 0,95).

3. Allometrieabschnitt : Die Differenzen der Wachstumskonstanten der einzelnen Hirnteile und des gesamten Hirns in diesem Abschnitt zu den entsprechenden Werten in der 2. Etappe sind so geringfügig, dass man mit Recht für den ganzen untersuchten Postembryonalabschnitt anstatt von 3 nur von 2 Allometrieabschnitten sprechen kann. Eine Ausnahme bildet jedoch das Cerebellum, dessen Wachstumskonstante des 3. Abschnitts von derjenigen des 2. etwas stärker abweicht.

Ein Vergleich dieser postembryonalen Perioden mit den embryonalen ergibt interessante Einzelheiten. Für den Stammrest zeigt sich in der gesamten untersuchten Embryonal- und Postembryonalperiode bloss in einem der untersuchten Abschnitte eine wirklich bedeutendere Abweichung von einem mittleren Wert, nämlich für die Zeit vom Schlüpftag bis 5. Postembryonaltag (Vergleiche Tabelle 5). Ich lasse hier vergleichshalber die einzelnen Wachstumskonstanten in der Reihenfolge der Entwicklungs-

---

[1] Im Körpergewicht inbegriffen ist der aufgenommene Dottersack. Vergleiche hierzu die anschliessende Diskussion des Verhältnisses Körperwachstum : Stammrestwachstum, wobei die Dottersackaufnahme berücksichtigt ist.

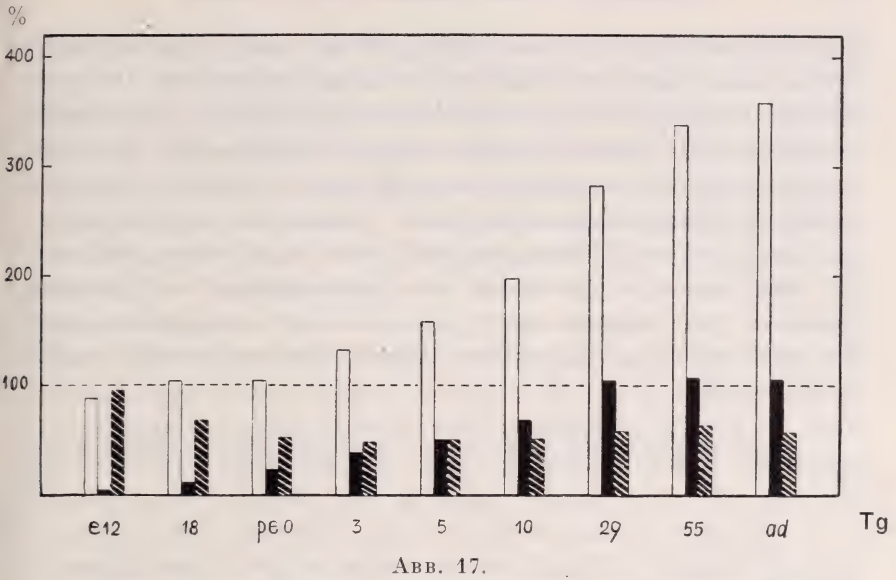


Abb. 17.

Formänderungen des Hirns. Frischgewichte von Hem., Cer. und Big. in Prozenten des Stammrestfrischgewichts.
Legende: weiss ... Hem.; schwarz ... Cer.; gestrichelt ... Big.

richtung folgen: 0,68, 0,66, 0,59, *0,38*, 0,68, 0,59. Man kann also in gewissen Grenzen von konstantem Wachstumsverhältnis zwischen Stammrest und Gesamtkörper sprechen für den ganzen untersuchten Entwicklungsabschnitt von ca. 38 Tagen. Dieser Umstand ist insofern interessant, als es sich hier um denjenigen Hirnteil handelt, der den Elementarapparat darstellt. Die gewiss auffällige Abweichung im Entwicklungsabschnitt Schlüpftag bis 5. Postembryonaltag (Konstante 0,38) wird verursacht durch eine Körpergewichtszunahme, die nicht durch eigentliche Wachstumsvorgänge bedingt ist. Die Aufnahme des Dottersackes und die Resorption ausserembryonaler Flüssigkeiten (Amnionflüssigkeit etc.) bewirkt eine vorübergehende „Störung" des allgemein konstanten Wachstumsverhältnisses Körpergewicht: Stammrestgewicht, die sich im Wert der entsprechenden Wachstumskonstanten ausdrücken muss. In Berücksichtigung dieser Gegebenheit dürfte auch in diesem Entwicklungsabschnitt der Wert der Konstanten durchaus innerhalb die durch die vorhergehenden und nachfolgenden Wachstumskonstanten angedeutete Variationsbreite rücken. Damit ergibt sich für diesen Entwicklungsabschnitt auch eine entsprechende Erhöhung der Werte der Wachstumskonstanten der übrigen Hirnteile

und des Gesamthirns. Diese werden alle um einen entsprechenden Betrag dem Wert des 2. Allometrieabschnittes genähert. Dadurch gewinnt der gesamte auf dieses Wachstumsverhältnis untersuchte postembryonale Entwicklungsabschnitt (Schlüpftag bis 29. Postembryonaltag) ein weitgehend ausgeglichenes Verhalten. Das cerebellare Wachstum dürfte so in allen 3 Vergleichsabschnitten gegenüber dem Körperwachstum positive Allometrie aufweisen, während die stark negative Allometrie von Hemisphären und Corpora bigemina etwas abgeschwächt wird. (In den Kurvenbildern sind die entsprechenden Korrekturen der Körpergewichtswerte nicht berücksichtigt).

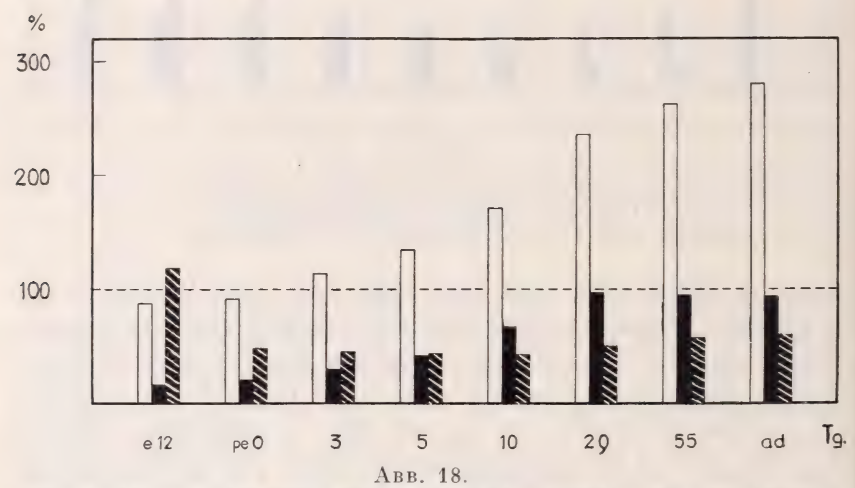


ABB. 18.

Formänderungen des Hirns. Trockengewichte von Hem., Cer. und Big. in Prozenten des Stammresttrockengewichts. Darstellung wie in Abb. 17.

5. DIE FORMAENDERUNGEN DES GEHIRNS

(Abb. 12-18, 19-23; Tab. 7, 8, 9).

Die vergleichende Beschreibung des Wachstums der Hirnteile zeigte sowohl im Embryonal — als auch im Postembryonalabschnitt enorme Proportionsverschiebungen. Schon das Studium der Wachstumskurven gibt darüber Aufschluss. Der gewichtsmässige Formunterschied eines Hirnteils auf bestimmter Wachstumsstufe gegenüber dessen Adultzustand darf gewiss als ein Kriterium für dessen erreichten Entwicklungszustand aufgefasst werden. SUTTER hat diese Frage zum Gegenstand einer speziellen vergleichenden Untersuchung gemacht. Triftige Gründe führten zur Wahl des

Stammrestwachstums als Vergleichsbasis, das sich sowohl in der Frisch — als auch ganz besonders in der Trockengewichtszunahme durch sehr regelmässigen Wachstumsverlauf von allen anderen Hirnteilen auszeichnet. (Vergl. voriges Kapitel.) Diese Sonderstellung des Stammrestes konnte Sutter auch in allen seinen Untersuchungen feststellen. Die gewichtsmässigen Proportionsverschiebungen gehen ohne Zweifel parallel mit entsprechenden gestaltlichen Verschiebungen. Sie dienen also als Ausdruck der Formänderungen. Nur in diesem Sinne scheint der Ausdruck « Formänderungen » des Gehirns berechtigt. Damit aber ist noch nichts ausgesagt über Entwicklungszustände im Hirnteil, d. h. über Faserentwicklung, Myelinisation, Kernausbildung, kurz, über den erreichten strukturellen Entwicklungsgrad des betreffenden untersuchten Hirnteils. Um über diese Frage Auskunft geben zu können, sind entsprechende morphologische, eventuell auch physiologische Untersuchungen notwendig. Die folgenden Darlegungen, bei denen ich mich an das Vorgehen Sutters halte, können also nur sehr summarisch über die tatsächlichen Entwicklungszustände Aufschluss geben. Da für den Vergleich Stammrestwachstum: Körperwachstum im ganzen untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnitt und in der Postembryonalepoche bis zum

Tabelle 7.

Micropus m. melba L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum. Wachstumskonstante α.

Frischgewicht				Trockengewicht			
Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.	Altersabschnitt	Hem.	Cer.	Big.
e 12—15	1,02	1,82	0,56	e 12—21	1,03	1,15	0,31
15—18	1,48	2,62	0,74				
18—21	1,01	2,18	0,41				
pe 0— 5	1,72	2,37	0,93	pe 0— 5	1,61	2,16	0,84
5—10			1,07	5—10	1,60	2,19	0,96
5—29	1,64			10—14	1,51	1,90	
5—55		1,84		10—23			1,13
10—35			1,23	14—29	1,40	1,37	
29—55	4,76			29—40	1,17	0,67	
35—55			4,81	23—55			1,68
				40—55	2,15	1,37	

29. Tag eine einzige Allometrieformel Gültigkeit hat, müssen beim Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit demjenigen des Stammrestes für diese Zeitabschnitte grundsätzlich die nämlichen Kurvenbilder entstehen wie beim Vergleich mit dem Körperwachstum.

Der Vergleich der Abb. 10 und 12, sowie der Abb. 11 und 13 rechtfertigt diese Erwartung. Die erwähnte Uebereinstimmung der beiden Kurvenbilder tritt in der Embryonalphase deutlicher zutage als in der Postembryonalzeit, wo mit der Zunahme der Hirngewichte auch die Variationsbreite beträchtlich vergrössert wird. Es lassen sich vom 12. Embryonaltag bis Schlüpftag 3 Allometrieabschnitte unterscheiden. Jedem Abschnitt entsprechen 3 Tage. Diese Abschnitte entsprechen jenen beim Vergleich Hirnwachstum-Körperwachstum gefundenen: 12.—15., 15.—18. Embryonaltag und 18. Embryonaltag bis Schlüpftag. In allen 3 Allometrieabschnitten wachsen Hemisphären und Cerebellum stärker als der Stammrest. Die relative Grösse dieser beiden Hirnteile nimmt also in der Embryonalzeit ständig zu. Die Hemisphären wachsen im ersten und letzten Abschnitt nicht bedeutend schneller als der Stammrest (Wachstumskonstante 1,02 und 1,01). Das rapide Wachstum des Cerebellum zeitigt besonders im 2. und 3. Abschnitt sehr hohe positive Allometrie (2,62 und 2,18). Der Vergleich der relativen Vermehrungsfaktoren (Tab. 8) gibt über das relative Wachstum Aufschluss. Während die Hemisphären in der untersuchten Embryonalzeit bloss 1,18 mal ihr Anfangsgewicht mehr vermehren als der Stammrest bis zum Schlüpftag, weist das Cerebellum einen entsprechenden Wert von 4,62 auf. Die Corpora bigemina weisen in allen Abschnitten negative Allometrie auf. Ihr relativer Vermehrungsfaktor für diesen Zeitraum beträgt 0,54.

Das Trockengewichtswachstum zeigt für alle Hirnteile in der Embryonalentwicklung Konstanz. Die Hemisphären weisen mit ihrer Wachstumskonstanten 1,03 gegenüber dem Stammrest schwach erhöhte Wachstumsgeschwindigkeit auf. Das Cerebellum wächst bedeutend rascher (1,15), während die Corpora bigemina mit ihrer Wachstumskonstanten 0,31 einen sehr hohen Grad negativer Allometrie aufweisen. Die Hirnproportionen am Schlüpftag sind sowohl im Frischgewicht als auch im Trockengewicht von adulten Verhältnissen so weit entfernt, dass man sie als noch durchaus embryonal taxieren muss. Die Abbildungen 14, 17, 18 zeigen, dass in der Embryonalzeit wohl gewisse Formverschiebun-

gen stattfinden (Verhältnis Hemisphären — Stammrest in recht geringfügiger Weise und Corpora bigemina — Stammrest bedeutender), doch weit wesentlicher in der ersten Hälfte der Praejuvenilzeit. D a m i t s t e h t d a s V e r h a l t e n d e s A l p e n s e g l e r s



Abb. 19.
Entwicklung der Hemisphären. Querschnitt durch die vordere Hemisphärenhälfte. Mikroprojektion. 11. e-Tag ....; 14./15. e-Tag - - - -; Schlüpftag ——; adult ▬▬.

i n s t a r k e m G e g e n s a t z z u j e n e m d e s H u h n e s u n d d e c k t s i c h w e i t g e h e n d m i t d e n e n t - s p r e c h e n d e n E n t w i c k l u n g e n b e i m S t a r. Um sich die Form- und Strukturveränderungen besser vergegenwärtigen zu können, empfiehlt sich ein Vergleich mit den Darstellungen Abb. 19.—23. Grundsätzlich weichen die Resultate der

Postembryonalzeit von Frisch — und Trockengewicht voneinander nicht ab. Es lassen sich beim Vergleich der Trockengewichte im allgemeinen mehr Allometrieabschnitte unterscheiden als bei jenem der Frischgewichte. Die Kurven scheinen hier also reicher gegliedert.

Tabelle 8.

Micropus m. melba L. Vergleich des Wachstums der Hirnteile mit dem Stammrestwachstum. Relativer Vermehrungsfaktor.

Altersabschnitt	Frischgewicht			Trockengewicht		
	Hem.	Cer.	Big.	Hem.	Cer.	Big.
e 12—15	1,01	1,53	0,79			
15—18	1,17	1,74	0,91			
18—21	1,00	1,73	0,75			
12—21	1,18	4,62	0,54	1,04	1,22	0,40
pe 0—5	1,51	2,21	0,96	1,46	2,05	0,90
5—10	1,25	1,38	1,02	1,28	1,63	0,98
10—15	1,15	1,19	1,04	1,16	1,24	1,03
15—20	1,10	1,12	1,04	1,11	1,15	1,07
20—25	1,06	1,10	1,03	1,03	1,03	1,06
25—35	1,07	1,00	1,02	1,05	0,99	1,08
35—55	1,15	1,04	1,09	1,10	1,00	1,08
55—ad	1,05	0,98	0,88	1,06	0,99	1,04
0—ad	3,43	4,65	1,08	3,03	4,68	1,25

Die Hemisphären zeigen nach dem Schlüpfen gegenüber der Embryonalperiode gesteigerte positive Allometrie. Bis zum 29. Postembryonaltag bleibt das Verhältnis zum Stammrestwachstum annähernd konstant mit leichter Neigung zur Abnahme. Vom 29.—40. Tag tritt diese Abnahme der relativen Geschwindigkeit stärker hervor, doch ist auch hier der Allometriegrad noch stark positiv (1,17 Trockengewicht). Der Umstand, dass nach dem 40. Tag eine starke Verflachung der Wachstumsgeschwindigkeit beim Stammrest eintritt, während die Hemisphären gleichsinnig weiterwachsen, wird für die letzteren durch eine sehr hohe Wachstumskonstante ausgedrückt (2,15). Gemäss dem Verlaufe des Frischgewichtswachstums wird dieser Anstieg hier bereits am 29. Tag deutlich. In der gesamten Postembryonalperiode wachsen die Hemisphären bedeutend rascher als der Stammrest. Sie vermehren ihr Gewicht vom Schlüpftag bis zum Adultzustand im Frisch-

gewicht 3,43 mal und im Trockengewicht 3,03 mal mehr als der Stammrest. Das Cerebellum wächst vom 12. Embryonaltag bis 14. Postembryonaltag bedeutend stärker positiv allometrisch als die Hemisphären. Vom 14.—29. Postembryonaltag entsprechen sich die beiden Wachstumskonstanten in hohem Masse (Hem. 1,40; Cer. 1,37). In der Zeit vom 29.—40. Tag zeigt das Cerebellum negative Allometrie, während in der Schlussphase der praejuvenilen Entwicklung, vom 40.—55. Tag, sein Wachstum wieder positiv allometrisch wird (Konstante 1,37).

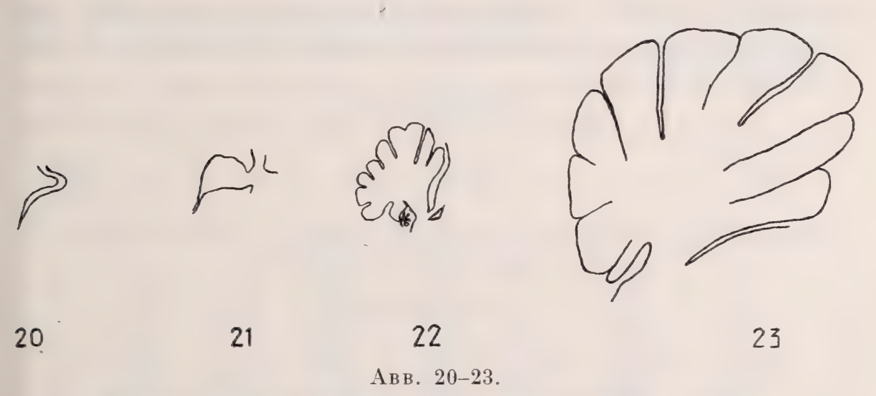


Abb. 20–23.
Entwicklung des Kleinhirns. Sagittalschnitt. Mikroprojektion.
7. e-Tag; 14. e-Tag; Schlüpftag; Adultzustand.

Im Frischgewichtswachstum lässt sich die untersuchte Postembryonalperiode bloss in 2 Abschnitte trennen. Vom Schlüpftag bis 5. Postembryonaltag ergibt sich für das Cerebellum die Wachstumskonstante 2,37 und von hier bis zum 55. Tag eine vom Wert 1,84. Während die Formverschiebungen zwischen Hemisphären und Stammrest in der Embryonalzeit nicht sehr bedeutend zu Gunsten der ersteren stattfinden (Vergl. auch Tab. 5), werden bereits in der ersten Hälfte der Praejuvenilzeit durch das stark gesteigerte Wachstum der Hemisphären gegenüber demjenigen des Stammrestes die Proportionen weitgehend adultähnlich. Die Entwicklung der Hemisphären liegt also betont in der Postembryonalzeit. Dies gilt nicht für das Wachstum des Cerebellum. Ein Vergleich der relativen Vermehrungsfaktoren (Hirnteile: Stammrest) zeigt, dass seine Entwicklung ziemlich gleichmässig auf Embryonal- und Postembryonalperiode verteilt ist (Siehe auch Abb. 19.—23.)

Wie Hemisphären und Cerebellum, zeigen auch die Corpora

bigemina nach dem Schlüpfen gesteigertes Wachstum. Ihr postembryonales Wachstumsverhalten steht also in starkem Gegensatz zu ihrem embryonalen. Vom Schlüpftag bis 10. Postembryonaltag wachsen sie praktisch mit gleicher Geschwindigkeit wie der Stammrest und nach dem 10. Tag wird ihr Wachstum gegenüber jenem des Stammrestes betont positiv allometrisch. Das Verhalten der Corpora bigemina steht in deutlichem Gegensatz zu jenem von Hemi-

Tabelle 9.

Micropus m. melba L. Embryonales und postembryonales Hirn- und Körperwachstum. Ausgeglichene Mittelwerte. Hirngewicht in mg. Körpergewich in g.

Frischgewicht.

Alter Tage	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.	Kpr.	Analysenzahl
e 12	9,0	0,5	9,7	10,2	29,4	0,64	4
13	10,8		11,1	12,8	35,2	0,90	5
14	13	1,1	12,1	15,0	41,2	1,14	8
15	15,4	1,3	13,0	17,3	47,0	1,39	2
16	18,2	1,6	14,2	19,0	53,8	1,58	2
18	25,5	3,2	16,8	24,5	70,0	2,35	4
19	29,8	4,5	18,0	28,5	80,8	3,09	3
20	34,5	5,9	19,0	33,6	93,0	3,76	10
pe 0	41,0	8,9	20,4	39,3	109,6	5,20	7
2	60,9	15,7	26,1	52,4	155,1	9,0	4
3	76,4	22,5	27,9	57,8	184,6	13,3	9
5	111,0	35,0	35,0	70,2	251,2	23,4	5
7	145,4	48,0	42,0	83,4	318,8		3
8	165,9	56,0	45,5	89,8	357,2	36,0	4
9	184,0	63,4	48,5	96,6	392,5		3
10	203,4	70,9	52,5	103,0	429,8	41	4
11	222,0	78,0	56,6	109,8	466,4	44,9	3
12	242,0	86,0	59,2	115,0	502,2	49	4
14	280,5	101,0	65,8	124,7	572,0	56,8	7
16	318,3	115,0	72,7	134,5	640,5		2
17	337,9	122,9	76,0	139,0	675,8	64	5
18	356,3	130,0	79,2	144,0	709,5	69	4
19	373,6	137,0	82,5	148,9	742,0	74,9	6
22	422,0	158,4	91,0	161,4	832,8		5
23	432,0	164,0	93,3	164,0	853,3		4
25	451,9	172,0	94,6	166,7	885,2	91,8	4
29	485,0	179,4	98,4	171,7	934,5	96,8	6
33	505,0	181,0	100,7	174,0	960,7		2
35	514,0	182,0	101,5	175,8	973,3		4
40	538,0	185,5	106,4	179,0	1008,9	102,5	6
50	587,0	190,8	112,0	180,0	1069,8	99,5	2
55	610,7	194,0	114,5	180,5	1099,7	95,9	5

sphären und Cerebellum indem ihre relative Wachstumsgeschwindigkeit in der Postembryonalepoche ständig zunimmt, während sie bei den beiden anderen Hirnteilen in diesem Zeitraum abnimmt. (Ausnahme 40.—55. Tag.) Während die Proportion zwischen Stammrest und Corpora bigemina am Schlüpftag jener im Adultzustand schon recht ähnlich ist, müssen die Hemisphären ihr Frischgewicht vom Schlüpftag 3,43 und das Cerebellum 4,65 mal stärker vermehren als der Stammrest im gleichen Zeitraum (Schlüpftag bis ad.). Die Corpora bigemina vermehren ihr Frischgewicht vom Schlüpftag in diesem Zeitraum bloss 1,08 mal stärker als der Stammrest. Die hauptsächlichsten Proportionsverschiebungen zwischen Corpora bigemina und Stammrest finden in der Embryonalzeit statt, wie auch Abb. 14, 17 und 18 zeigen.

Tabelle 10.

Micropus m. melba L. Embryonales und postembryonales Hirnwachstum. Ausgeglichene Mittelwerte. mg.

Trockengewicht [1].

Alter	Hem.	Cer.	Big.	Str.	tot.
e 12	1,4	0,27	1,9	1,6	5,17
13	1,6		2,0	1,85	5,77
14	1,9	0,37	2,1	2,14	6,47
19	4,0	0,86	2,6	4,5	11,96
20	4,6	1,03	2,8	5,3	13,73
pe 0	5,5	1,24	2,9	6,0	15,64
2	8,0	2,05	3,64	7,9	21,59
3	10,2	2,7	4,1	9	26,0
5	15,0	4,6	4,9	11,2	35,7
7	20,7	7,25	5,9	13,7	47,55
10	29,1	11,4	7,3	17	64,8
11	31,8	13	7,8	18,1	70,7
14	41,6	17,3	9,5	21,5	89,9
17	52,1	21,5	11,2	24,8	109,6
18	55,3	23,0	11,7	26,0	116,0
22	66,1	28,8	14	30,5	139,4
23	69,7	29,8	14,7	31,5	145,7
25	73,9	31,5	16	33	154,4
29	82,5	33,8	18,1	35	169,4
35	90,0	36,1	20,1	38	184,2
40	96,5	37,0	21,3	40,0	194,8
50	107,6	39,5	23,7	42	212,8
55	113,0	40,9	24,9	43,1	221,9

[1] Analysenzahlen wie beim Frischgewicht. Zur Bestimmung der Embryonalwerte wurden Sammelwägungen vorgenommen.

6. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

Die nachfolgende Tabelle, bei der vor allem der Vergleich der Indices wichtig ist, zeigt die eigenartige Mittelstellung der Segler zwischen Hühnern und Sperlingsvögeln.

Tabelle 11.

	Wachtel		Alpensegler		Rauchschwalbe	
	Gewicht mg	Index	Gewicht mg	Index	Gewicht mg	Index
Hemisphären	440	2,59	667	3,88	342	4,62
Cerebellum	100	0,59	196	1,15	82	1,11
Corp. big.	120	0,71	105	0,62	55	0,74
Stammrest	170	1	186	1,09	72	0,97
Hirn total	830		1154		551	
Körpergewicht	85 g		93 g		18,5 g	

Der niedrige Hemisphärenindex der Segler liegt sehr nahe bei den Indices der rangniedrigsten Vögel, der Hühner. Obwohl die den Seglern gestaltlich ähnlichen Schwalben zu den niedrigst cerebralisierten Sperlingsvögeln gehören, stehen die Werte ihrer Indices bedeutend über der Höhe des Seglerindex.

Die Untersuchung dieser eigenartigen Position der Segler versprach interessante Aufschlüsse über die Zusammenhänge von Cerebralisation und Ontogenesetypus, gehört der Segler in seiner Ontogenese doch voll der Stufe der Nesthocker an, während die Hühner einen extremen Typus der Nestflüchter darstellen.

Es lassen sich folgende Eigenheiten der Ontogenese des Seglers herausstellen, deren Beurteilung entscheidend ist (Vergl. hierzu Portmann 1935):

1. *Merkmale von rangniedrigem Typus.*
   a. Lange Brutzeit.
   b. Perioden konstanter Wachstumsbeziehungen zwischen Hirngewicht und Körpergewicht in der Embryonalzeit.

c. Fehlen eines eigentlichen Schnabelwulstes und ähnlicher transitorischer Organe.

d. Beteiligung des Jungvogels am Aufsuchen des Schnabels bei der Fütterung durch die Eltern, also „gerichtete Aktivität" im Gegensatz zu der anfangs „ungerichteten" bei den Jungen der höchsten Sperlingsvögel.

2. *Merkmale von ranghohem Typus.*

a. Viele echte Nesthockermerkmale wie z. B. das Versenken der Federanlage, Augen- und Ohrverschluss.

b. Fest begrenzte Praejuvenilzeit mit Höchstgewicht und völliger Abhängigkeit von den Altvögeln.

Es lassen sich also in der Ontogenese des Seglers nebeneinander sowohl Eigenheiten rangniedriger wie solche ranghoher Typen erkennen. Gerade diese Mischung verleiht der Entwicklungsweise eine eigentümliche Stellung im Rahmen der verschiedenen Ontogenesen.

Die von Portmann (1942) für Nesthocker als charakteristisch bewerteten Kennzeichen finden sich beim Segler in deutlicher Ausprägung. Tabelle 4 aus der erwähnten Arbeit stellt die Gewichtswerte von Hemisphären und Stammrest vom Schlüpftag bei Nestflüchtern denjenigen von Nesthockern gegenüber (bei vergleichbarem Schlüpfgewicht ohne Dottersackanteil):

	Str. g	Hem. g	Schlüpfgewicht g	Jugendzustand
Coturnix	0,068	0,122	4,5	Nestflüchter
Sturnus	0,048	0,069	4,6	Nesthocker
Turdus merula	0,054	0,084	4,7	Nesthocker
Micropus	**0,039**	**0,041**	**4,7**	Nesthocker
Phasianus	0,17	0,39	19,3	Nestflüchter
Vanellus	0,17	0,38	14,1	Nestflüchter
Corvus corone	0,12	0,197	13,5	Nesthocker
Coloeus	0,065	0,124	7,4	Nesthocker
Columba	0,11	0,120	11,5	Nesthocker

Dieser Vergleich zeigt Uebereinstimmung des Seglers im Gewichtsanteil des Gehirns am Gesamtschlüpfgewicht mit dem Nesthockertypus.

Weiter illustriert Tabelle 5 (Portmann, 1942) die Dominanz der Stoffwechselorgane beim Segler als typischem Nesthocker im Schlüpfzustand und die Korrelation im Zurückdrängen des Gehirnanteils während der Embryonalzeit: das Gehirnwachstum erfolgt in diesem Fall hauptsächlich in der Praejuvenilzeit. Die folgende Zusammenstellung zeigt einen Ausschnitt aus der erwähnten Tabelle und vermittelt den prozentualen Anteil des Hirns und des Darms am Totalgewicht vom Schlüpftag.

	Hirn	Darm	Totalgew.	
Coturnix	6,19	9,66	4,58	Nestflüchter
Phasianus	4,16	6,49	19,31	
Micropus	**2,1**	**14,64**	**4,7**	Nesthocker
Sturnus	3,21	14,09	4,66	
Corvus corone	3,02	13,10	13,56	

Der Anteil am adulten Hirngewicht beträgt für Coturnix zu diesem Zeitpunkt *34,7%*, für Sturnus *8,5%* und für Micropus *9,4%*.

Charakteristisch für die Ranghöhe eines Vogels sind auch die „Vermehrungsfaktoren" in der Praejuvenilzeit. Portmann (1942) bezeichnete diese Werte als „Vermehrungszahlen"; wir sprechen dagegen in Anlehnung an Sutters Untersuchungen stets von Vermehrungsfaktoren.

Portmann fand, dass der Vermehrungsfaktor bezogen auf den Entwicklungsabschnitt vom Schlüpftag bis zum Erreichen des Adultzustandes im Hemisphärenwachstum im Wert schwankt zwischen 8,79 und 37,42. Die entsprechenden Werte für Nestflüchter liegen alle zwischen 3,23 und 6,49. Für den Segler ergibt sich der Vermehrungsfaktor 16,26. Er liegt also klar im Bereiche der Nesthocker. Aehnlich liegen die Verhältnisse für das Stammrestwachstum im gleichen Zeitraum:

	Grenzwerte der Vermehrungsfaktoren des Stammrestes
Nestflüchter	2,2 und 4,2
Nesthocker	2,9 und 6,5

Der Alpensegler vermehrt sein Stammrestgewicht vom Schlüpftag bis zum Erreichen des Adultzustandes um das 4,73 fache. Er zeigt also auch hier eindeutig nesthockertypisches Verhalten.

Morphologische Untersuchungen am Schlüpftag über das Vor-

derhirn und das Kleinhirn des Seglers liessen sehr einfache Differenzierungszustände erkennen. Die einzelnen hyperstriatalen Teile ganz besonders können nur schwer oder gar nicht voneinander unterschieden werden. Bedeutend besser ausgebildet sind die archaischen Gebiete wie Palaeostriatum und Archistriatum. Auch das Cerebellum zeigt noch durchaus embryonalen Charakter.

Diese inneren Entwicklungszustände am Schlüpftag stehen in Korrelation mit dem geringen relativen Gewicht des Hirns. Sie zeigen eine starke Zurückstellung der Gehirndifferenzierung zugunsten der Stoffwechselorgane. Abb. 17 und 18 illustrieren deutlich den disproportionierten Zustand der Hirnteile im Frisch- und Trockengewicht am Schlüpftag, einen Zustand hochgradiger Disharmonie.

Ob die lange Dauer der Praejuvenilzeit in Beziehung steht zum hohen Differenzierungsgrad gewisser striataler Strukturen, resp. ob der Segler zur Verwirklichung dieser Differenzierungszustände eine längere Zeitspanne nötig hat als andere Formen mit kürzerer Praejuvenilzeit und weniger evoluiertem Differenzierungsgrad der Striatumteile, kann heute noch nicht entschieden werden. Es fehlen hierzu entsprechende Paralleluntersuchungen. Möglicherweise ist diese Periode Ausdruck einer für die Seglerentwicklung allgemein charakteristischen Langsamkeit.

Die Art der postembryonalen Entwicklung des Hirns und der Hirnteile stimmt, abgesehen von gewissen Einzelzügen, mit jener des hochcerebralisierten Vertreters der Passerinen, dem Star, überein. Ein Höchstgewicht allerdings konnte im Gesamthirn nicht festgestellt werden. Lediglich die *Corpora bigemina* zeigen im späteren Abschnitt dieser Periode ein solches Uebergewicht. Die Ursache hiefür ist im anorm hohen Wassergehalt zu suchen, resp. im Umstand, dass die Corpora bigemina in diesem Entwicklungsabschnitt gegenüber der Adultnorm grössere Ventrikel aufweisen, deren Liquormenge das Frischgewicht stark erhöht. Am 55. Postembryonaltag, da der Segler das Nest in flugfähigem Zustand verlässt, sind auch die allgemeinen Proportionsverschiebungen im Trockengewicht noch bei weitem nicht abgeschlossen. Es ist kaum wahrscheinlich, dass der Segler, wenn er kurze Monate später den Zug antritt, diese Trockengewichtsproportionen auf die Adultnorm gebracht haben wird. Im Zusammenhang damit erscheint auch der Umstand interessant, dass von allen Hirnteilen beim Segler

die Corpora bigemina den höchsten Trockensubstanzgehält aufweisen und nicht der Stammrest, wie es im adulten Hirn des Stars der Fall ist. Ein Grund hiefür muss in der stärkeren Ausbildung der optischen Bahnen liegen.

Hemisphären und Cerebellum, die im Adulthirn nach ihrem Frischgewicht die beiden schwersten Hirnteile darstellen (bei Huhn und Star sind es Hemisphären und Stammrest), stehen zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnitts gewichtsmässig unter allen Hirnteilen an letzter Stelle. Die beiden erfahren also von den vier unterschiedenen Hirnteilen den intensivsten Aufbau. Während die Entwicklung des Kleinhirns auf embryonale und postembryonale Phase ziemlich gleichmässig verteilt ist, liegt die Entwicklung der Hemisphären betont in der Postembryonalperiode. Der Wert des Trockengewichts der Hemisphären gegenüber der Adultnorm steht am 55. Postembryonaltag relativ weit unter jenem des Cerebellum im selben Zeitpunkt. Der hohe Differenzierungsgrad des Corpus striatum, speziell seiner evolutiv späteren Teile, wie Hyperstriatum, vor allem gegenüber der relativ einfachen Bauart des Cerebellum, macht dieses Verhalten begreiflich.

Die Wachstumsweise von Hemisphären und Cerebellum steht jener von Corpora bigemina und Stammrest so prägnant gegenüber wie beim Star. Das hohe Gewicht des Kleinhirns wird im Zusammenhang mit der extremen Spezialisierung des Seglers als ausdauernder Flieger durchaus verständlich [1].

Sehr deutlich charakterisiert sich der Stammrest auch beim Segler als Elementarapparat indem er während der ganzen hierauf untersuchten Entwicklungsperiode, vom 12. Embryonaltag bis 29. Postembryonaltag, also während ca. 38 Tagen mit dem Körpergewicht in einem praktisch konstanten Wachstumsverhältnis steht. Dies verleiht ihm vor allen Hirnteilen eine extreme Sonderstellung. Er wird gleichsam vom übrigen Hirn losgelöst und unter die Wachstumsgesetze des Körpers gestellt. Unsere Beobachtungen am Segler stützen also aufs Neue die Auswertung des Stammrestes als Basis für die Bestimmung der Indices, wie sie PORTMANN (1942) durchgeführt hat.

---

[1] Auch bei der Schwalbe steht das Kleinhirn gewichtsmässig über dem Stammrest. Vergl. hierzu die erste Tabelle dieses Teils.

Lagebeziehungen und zum Teil auch der Bau der archaischen Teile des Basalganglions nähern den Segler der Gruppe der primitiveren Vögel, wie sie die Hühnerartigen repräsentieren. Auch im Vergleich mit der Schwalbe wird dies deutlich. Vogeltypische striatale Gebiete indessen weisen im allgemeinen einen Differenzierungsgrad auf, wie er in dieser Höhe bei evoluierten Formen sonst kaum anzutreffen ist. Ganz besonders das hoch differenzierte Hyperstriatum ventrale hebt sich sehr scharf von dorsaleren striatalen Zonen ab. Diese letzteren zeigen unter sich eine viel schärfere Sonderung und Trennung als es bei anderen Formen der Fall ist. Auch die eigenartige diagonale Stellung des ventralen Hyperstriatum zur allgemeinen Längsachse des Vorderhirns gibt dem Gesamtbau des Striatum ein charakteristisches Gepräge.

Trotz dieser hohen Differenzierung hyperstriataler Teile, die den Segler über passerine Bauweise erhebt, treten doch in den gleichen Gebieten auch wiederum manche Züge auf, die den Segler in einer eigenartigen Zwischenstellung erscheinen lassen. Während beispielsweise das accessorische Hyperstriatum bei der passerinen Schwalbe gemäss dem Gesetze der Rostralwanderung von Organen bei höherevoluierten Formen den rostralen Pol des Basalganglion allein einnimmt, liegt dieses striatale Gebiet beim Segler noch caudal und hat auch nicht jene relative Mächtigkeit wie bei der Schwalbe. Differenzierung und Lagebeziehungen der striatalen Teile des Seglers scheinen in ihrer morphologischen Wertigkeit eigenartig ineinanderzugreifen. Ob ein neuer Kern, der sich im Archistriatum der untersuchten Passerinen nachweisen liess, und den das Striatum des Seglers nicht aufweist, als Merkmal höherer Entwicklung zu gelten hat, ist heute noch unentschieden.

Typische Hirnmerkmale niedriger Organisationsstufe wie der Ausbildungsgrad der archipallialen Gebiete, der praepyriformen Zonen etc. sind beim Segler gegenüber manchen Passerinen relativ gering entwickelt. So hat beispielsweise das Hippocampalgebiet bei der Schwalbe eine relativ grössere Ausdehnung als beim Segler, wo es nur auf caudalerem Niveau ausgeprägt ist.

Unsere Beobachtungen über Entwicklung und Struktur des Seglerhirns zeigen deutlich, dass nicht eine eindeutige einfache Entsprechung besteht zwischen der cerebralen Differenzierungshöhe einerseits und der Art der Ontogenese anderseits, dass also nicht die

einfache Alternative Gültigkeit hat: Nesthocker → hohe Cerebralisationsstufe und Nestflüchter → niedrige Cerebralisationsstufe. Dagegen zeigen unsere Untersuchungen neuerdings, was Portmann bereits 1942 angedeutet hat, dass ranghohe Vögel (Indices der Hemisphären über 10) nur Nesthockerentwicklung zeigen, rangniedrige aber Nestflüchter und Nesthocker (Tauben, Segler, Kuckuck). Dies deutet darauf hin, dass die sekundäre Ontogenesestufe der Nesthocker bei Vögeln vor der erhöhten Cerebralisation verwirklicht sein kann. Es drängt sich der Schluss auf, dass der Ontogenesetypus in der Reihe der Evolutionserscheinungen vorausgeht, und dass er die Vorbedingungen für eine höhere Cerebralisationsstufe schafft.

Nesthockerentwicklung, d. h. die Einbeziehung der Eltern in die Brutfürsorge erscheint als eine Praeadaptation (im Sinne Cuenots, 1925). Für die weitere cerebrale Evolution darf ein seglerartiger Ontogenesemodus als eine Vorstufe des höheren passerinen Typus gelten, eine Stufe jedoch, von der aus eine besondere Spezialisation für Segler wie für die nahe verwandten Kolibris erfolgt ist.

7. ZUSAMMENFASSUNG

Das Wachstum des Hirns und der Hirnteile des Alpenseglers (*Micropus melba melba* L.) wird im Entwicklungsabschnitt 12. Embryonaltag bis 55. Postembryonaltag (Zeitpunkt des Ausfliegens) in Frisch- und Trockengewicht untersucht.

1. *Das Adulthirn.*

Ein Geschlechtsunterschied lässt sich im Adulthirn nicht nachweisen. Das Cerebellum bildet im Frischgewicht den zweitschwersten Hirnteil. Den höchsten Trockensubstanzgehalt aller Hirnteile weisen die Corpora bigemina auf.

2. *Der zeitliche Verlauf des Wachstums.*

a. Gesamthirn. — In dem untersuchten embryonalen Entwicklungsabschnitt lassen sich in bezug auf die Wachstumsgeschwindigkeit im Frischgewicht 2 Etappen unterscheiden. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist in den letzten Embryonaltagen bis zum 3. Postembryonaltag gesteigert. Im Verlauf der postembryonalen Entwicklung weist das Gesamthirn kein Höchstgewicht auf. Die Wachstumsgeschwindigkeit im Trockengewicht ist in der untersuchten Embryonalperiode konstant. Dasselbe gilt auch für sämtliche Hirnteile.

b. Stammrest. — Er bildet am 12. Embryonaltag den schwersten Hirnteil und wird erst am 18. Embryonaltag gewichtsmässig durch die Hemisphären und am 23. Postembryonaltag durch das Cerebellum übertroffen. Von allen Hirnteilen zeigt er den ausgeglichensten Wachstumsverlauf. Sein postembryonaler Wachstumsertrag ist niedriger als bei allen anderen Hirnteilen.

c. Corpora bigemina. — Sie besitzen am 12. Embryonaltag von allen Hirnteilen den höchsten prozentualen Anteil am Adultfrischgewicht. Die Aehnlichkeit ihres allgemeinen Wachstumsverlaufes mit jenem des Stammrestes ist deutlich. Am 40. Postembryonaltag weisen sie als einziger Hirnteil ein Hochgewicht auf, das bis zum Ende des untersuchten Entwicklungsabschnittes noch gesteigert wird. Zu diesem Zeitpunkt sind sie im Trockensubstanzgehalt von allen Hirnteilen noch am weitesten von der Adultnorm entfernt.

d. Cerebellum. — Es stellt am 12. Embryonaltag den absolut und relativ kleinsten Hirnteil dar und zeigt von allen den intensivsten Aufbau. Das Cerebellum allein weist in der ganzen untersuchten Embryonalperiode steigende Wachstumsgeschwindigkeit auf. Sein Wachstum ist ziemlich gleichmässig auf embryonale und postembryonale Phase verteilt und steht in seiner Art jener der Hemisphären am nächsten. Wie bei allen anderen Hirnteilen, ausser dem Stammrest, der ein eigenes Verhalten zeigt, sinkt der Trockensubstanzgehalt in der Embryonalperiode stetig ab und zwar bei Cerebellum am intensivsten.

e. Hemisphären. — Zu Beginn des untersuchten Entwicklungsabschnittes stehen die Hemisphären gewichtsmässig an 3. Stelle. Ihre Wachstumsleistung in der Embryonalperiode wird bloss von jener des Cerebellum übertroffen. Ihre Entwicklung liegt haupt-

sächlich in der Postembryonalzeit. Auch mit ihrem postembryonalen Wachstumsertrag stehen die Hemisphären jenem des Cerebellum am nächsten. Im Trockengewicht sind die embryonalen und postembryonalen Wachstumserträge von Hemisphären und Cerebellum ebenfalls höher als bei den anderen Hirnteilen. Das Trockengewichtswachstum der Hemisphären in der Postembryonalphase ist gegenüber den anderen Hirnteilen dennoch verzögert.

3. *Vergleich von Hirn- und Körperwachstum.*

Es lassen sich in der Embryonalzeit Etappen konstanter Wachstumsbeziehungen nachweisen, die in Art und Folge mit solchen beim Haushuhn beträchtlich übereinstimmen. Der Segler zeigt indessen als extremer Nesthocker für das Hirngewichtswachstum durchwegs negative Allometrie. Das Stammrestwachstum steht im ganzen hierauf untersuchten Entwicklungsabschnitt (12. e-Tag bis 29. pe-Tag) mit dem Körperwachstum in praktisch konstantem Verhältnis. Das Cerebellum dürfte als einziger Hirnteil in allen Vergleichsabschnitten positive Allometrie aufweisen. Vom 5. bis 29. Postembryonaltag zeigen auch die Hemisphären positive Allometrie. Das Wachstum der Corpora bigemina ist durchwegs negativ allometrisch.

4. *Die Formänderungen des Gehirns.*

Das Wachstum von Hemisphären, Cerebellum und Corpora bigemina wird auf dasjenige des Stammrestes bezogen. Da für den Vergleich Stammrestwachstum: Körperwachstum vom 12. Embryonaltag bis 29. Postembryonaltag eine einzige Allometrieformel Gültigkeit hat, enstehen aus diesem Vergleich hier grundsätzlich die nämlichen Kurvenbilder wie dort.

Die allgemeinen Ergebnisse stellen den Segler in starken Gegensatz zum Huhn und decken sich weitgehend mit den entsprechenden Verhältnissen beim Star.

5. *Diskussion der Ergebnisse.*

a) Im allgemeinen Ontogenesevergleich erscheint das Hirnwachstum des Seglers als ranghoch. Indessen sind gewisse Wachstumsbeziehungen und weitere Eigenheiten in der Embryonalentwicklung als Charakteristika einer rangniedrigen Form zu betrachten.

b) Auch der Bau des Vorderhirns (Vergl. einleitende Bemerkungen) zeigt ein ähnliches Ineinandergreifen rangniedriger und ranghoher Merkmale. Der Segler nimmt damit eine eigentümliche Mittelstellung ein und muss als eine rangniedrige Nesthockerform bezeichnet werden.

c) Nesthocker-Ontogenese bei niedrigem Cerebralisationsgrad, wie sie die Segler zeigen, wird als Präadaptation für die Evolution höherer Hirnentwicklung bewertet.

LITERATURVERZEICHNIS

1945. Arn, H. *Zur Biologie des Alpenseglers. Micropus melba melba (L.).* Schw. Arch. Ornith., Vol. 2, Fasc. 4; 137-184.

1908. Belogolowy, J. *Zur Entwicklung der Kopfnerven der Vögel.* Bull. de la Soc., Neue Serie, T. 22; Moskau.

1937. Bolk/Goeppert. *Handbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere.*

1883. Bumm, K. *Das Grosshirn der Vögel.* Zsch. f. wiss. Zoolog. Bd. 38; 430-467.

1925. Craigie, E. Horne. *Introduction to the fine anatomy of the central nervous system based upon that of the albino rat.* Toronto and Philadelphia.

1928. —— *Observation on the Brain of the Humming-bird (Chrysolampis Mosquitus Linn. and Chlorostilbon Caribaeus Lawr.)* J. Comp. Neur. 45; 377-481.

1929/30. —— *Studies on the brain of the Kiwi (Apteryx australis).* J. Comp. Neur. 49; 223-357.

1932. — *The cell structure of the cerebral hemisphere of the Humming-bird.* J. Comp. Neur. 56; 135-168.

1936 *b*. —— *Notes on the cytoarchitectural features of the lateral cortex and related parts of the cerebral hemisphere in a series of reptiles and birds.* Trans. Roy. Soc. Can., 3rd Ser., Sec. V, vol. 30; 87-113.

1940. —— *The cerebral cortex in palaeognathine and neognathine birds.* J. Comp. Neur. 1940; 179-234.

1925. Cuénot, L. *L'adaptation.* Paris; G. Doin, édit.

1922. Dennler, G. *Zur Morphologie der Vögel. Der Sagittalwulst.* Fol. Neurobiol. 12, Nr. 2; 343-362.

1932. Durward, A. *Observations on the cellmasses in the cerebral hemisphere of the New Zealand Kiwi (Apteryx australis).* J. of Anat., Vol. 66; London.

1933/34. —— *Some observations on the development of the corpus striatum of birds, with special reference to certain stages in the common sparrow (Passer domesticus).* Journal of Anatomy, Vol. LXVIII; Cambridge.

1896. Edinger, Ludw. *Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere.* Leipzig.

1899. Edinger, L. und Wallenberg, A. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben* .Anat. Anz., 15; 245-271.

1903. Edinger, L., Wallenberg, A. und Holmes, G. *Das Vorderhirn der Vögel.* Abhandl. der Senkenberg. Ges. 20; 343-426.

1941. Haardick, H. *Wachstumsstufen in der Embryonalentwicklung des Hühnchens.* Inaugural-Diss. Univ. Bonn.

1924-33. Heinroth, O. und M. *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin.

1929. Huber, G. C. and Crosby, E. C. *The nuclei and fiber paths of the avian diencephalon with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centers and connections.* J. Comp. Neur. 48; 1-226.

1923. Johnston, J. B. *Further contributions to the study of the evolution of the forebrain.* J. Comp. Neur. 35; 337-481, und 36; 143-192.

1905. Kalischer, O. *Das Grosshirn der Papageien in anatomischer und physiologischer Beziehung.* Abhandl. d. kön. Preuss. Akad. d. Wiss., Anhang; 1-105.

1921. Kappers, U. A. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.* Bd. 2, 2. Abschn.

1923. —— *Le développement ontogénétique du Corps strié des Oiseaux en comparaison avec celui des Mammifères et de l'Homme.* Schw. Arch. f. Neur. und Psychiatrie. XIII. Festschr. f. C. v. Monakow.

1924/25. Latimer, H. B. *The postnatal growth of the central nervous system of the chicken.* J. Comp. Neur. 38; 251-297.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor. 1; 59-90.

1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel.* Rev. suisse Zool. 45; 273-348.

1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse Zool. 49; 169-185.

1940. Portmann, A. und Sutter, E. *Ueber die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. suisse Zool. 47; 195-202.

1914. Rose, M. *Ueber die cytoarchitectonische Gliederung des Vorderhirns der Vögel.* J. f. Psych. und Neurol., 21; 278-352.

1929/30. Sanders, E. B. *A consideration of certain bulbar, midbrain, and cerebellar centers and fiber tracts in birds.* J. Comp. Neur. 49; 155-222.

1943. Sutter, E. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Bd. LXXV, Abh. 1.

Tome 55, nº 4. — Mai 1948.

ZOOLOGISCHE ANSTALT DER UNIVERSITÄT BASEL
Vorsteher: Prof. Dr. A. PORTMANN.

Ueber Markscheidenbildung im Gehirn von Huhn und Star

von

Alfred SCHIFFERLI

Sempach.

Mit 40 Textfiguren und 8 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG

Die vergleichende Untersuchung der Hirnentwicklung bei vielen und möglichst verschiedenen Vögeln ist von besonderer Bedeutung für eine morphologisch begründete Rangordnung der verschiedenen Vogelgruppen. Eine erste genauere Darstellung von E. SUTTER (1943), die Huhn und Star vergleicht, bietet bereits wichtige Anhaltspunkte. Die durch den Vergleich der Massenentwicklung gewonnenen Einblicke verlangen indessen eine Ergänzung nach der qualitativen Seite. Der Substanzaufbau im Gehirn steht im engen Zusammenhang mit der Myelinisation der Nervenfasern, sodass der Einblick in diesen Differenzierungsvorgang versprach, die Unterschiede in der Hirnentwicklung bei extrem verschiedenen Vogeltypen wie Nesthocker und Nestflüchter, noch schärfer erfassen zu können.

Als Ausgangspunkt für unsere Untersuchungen wurden Huhn

(Gallus domesticus) und Star *(Sturnus vulgaris)* gewählt, die, wie wir später sehen werden, trotz ihrer ungleich langen Brutzeit und verschiedenen Körpergrösse das Gruppentypische in der Hirnentwicklung bei Nestflüchtern und Nesthockern klar erkennen lassen. Zudem wird der Vergleich des Myelinisationsprozesses bei diesen beiden Vogelarten durch verschiedene andere Arbeiten an denselben Objekten wertvoll gefördert.

Unsere Arbeit musste sich auf die wichtigsten Faserzüge innerhalb der verschiedenen Hirnteile beschränken. Der Vergleich homologer Kern- und Faserbereiche wurde durch den Umstand erschwert, dass die morphologischen Grundlagen vor allem beim Vorderhirn noch recht ungenügend sind. Im Anschluss an unsere vergleichenden Untersuchungen über die Myelinisation bei Huhn und Star sei versucht, einen bescheidenen Beitrag zur Diskussion über Markreifung und Funktionseintritt der Nervenfasern zu leisten.

Die vorliegende Arbeit ist unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Ad. Portmann entstanden. Für seine grosse Anteilnahme und seine vielen, wertvollen Anregungen danke ich ihm recht herzlich.

Ebenso spreche ich Herrn Dr. Ernst Sutter meinen besten Dank aus. Er hatte die Freundlichkeit das Manuskript durchzusehen und mir mit vielen guten Ratschlägen zu helfen.

TECHNIK UND MATERIAL

Wie bereits eingangs erwähnt, wählten wir uns als Untersuchungsobjekte den Star (*Sturnus vulgaris* L.) als Vertreter der Nesthocker und das weisse Leghornhuhn (*Gallus domesticus* L.) als Vertreter der Nestflüchter. Die Beschaffung des Materials bot keine grossen Schwierigkeiten. Die Hühner wurden im elektr. Brutschrank erbrütet und von uns grossgezogen, die Stare auf verschiedenen Entwicklungsstadien aus den Nisthöhlen gesammelt und soweit notwendig im Laboratorium der Zool. Anstalt der Universität Basel aufgezogen. Das Datieren der Hühnerembryonen und der Küken war deshalb sehr einfach. Beim Star zeigte sich auf Grund von Beobachtungen über Eiablage, Brutbeginn und Schlüpfmoment, dass auch bei undatierten Embryonen, an Hand der Länge der Erstlingsdaunen am Hinterkopf vom 10. Embryonaltag weg bis zum Schlüpfen, das Entwicklungsalter recht genau

bestimmt werden kann. Bei den Nestlingen war das Schlüpfdatum meist bekannt oder wurde errechnet, wobei sich Schenkel- und Schwingenmasse als recht brauchbare Indizien erwiesen. Viele Kontrollen ergaben dabei eine Fehlermöglichkeit von höchstens 12—24 Stunden.

Vom Star stellten wir 64, vom Huhn 45 Schnittserien her, zudem je eine Schnittserie von der Elster (*Pica pica* L.), der Wachtel (*Coturnix coturnix* L.) und der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.). Andere Präparate standen uns nicht zur Verfügung. Die meist unverzüglich nach der Tötung in 10% Formol fixierten Gehirne wurden nach der Methode von WEIGERT (Modifikation KULSCHINSKY) zu 30—35 μ dicken Celloidinschnitten verarbeitet. Zudem stellten wir auch einige Serien Gefrierschnitte her. Die verschiedenen Schnittserien (Sagittal- und Frontalschnitte) verteilen sich in regelmässigen Zeitabständen auf die Gesamtdauer des Myelinisationsprozesses (d. h. vom Erscheinen der ersten Markfasern bis zum Adultzustand). Die Serien der jüngsten Embryonalstadien sind meist vollständig, währenddem wir uns bei spätern Entwicklungsstadien damit begnügten, jeweils nur den 3. oder 4. Schnitt zu färben. Eine grössere Vollständigkeit schien nicht notwendig zu sein.

Für unsere Beschreibungen bezeichnen wir beim Huhn den 21., beim Star den 13. Bebrütungstag als Schlüpftag. Vor diesem Stichtag liegt die Embryonal- und nach ihm die Postembryonalzeit. Als 1. postembryonalen Tag werden die nach dem Schlüpfen folgenden 24 Stunden bezeichnet. Ist vom Schlüpfmoment die Rede, so sind damit wenige Stunden vor und nach dem Schlüpfen gemeint.

Ueber die Art und Weise unserer Messungen von Faserkalibern wird im betreffenden Abschnitt (S. 192) berichtet.

ABKÜRZUNGEN

e-Tag = Embryonaltag
pe-Tag = Postembryonaltag
E-Tag = Entwicklungstag
N. = Nervus
Nucl. = Nucleus
Tr. = Tractus

Weitere Abkürzungen von Namen für Faserbündel und Zellkomplexe erklären sich jeweils aus dem Text.

A. OBLONGATA (HIRNNERVEN UND ZENTRALES LÄNGSBÜNDEL)

In diesem caudalen Anteil des Stammrestes (Portmann 1942) finden wir im Vergleich zu den übrigen Hirnteilen die grösste Häufung markhaltiger Fasersysteme. Sie ist zurückzuführen auf die kräftigen Wurzeln der Hirnnerven, den massigen Strang des zentralen Längsbündels und die vielen andern längs- und quer verlaufenden (Raphe) Fasersysteme. Trotzdem Trochlearis und Oculomotorius nicht mehr der Oblongata zuzurechnen sind, sollen sie im Anschluss an die caudaler liegenden andern Hirnnerven in diesem Zusammenhang besprochen werden.

Zur Klärung der topographischen Verhältnisse dienten uns vor allem die ausführlichen Arbeiten von Sinn (1913), Bok (1915), Kappers (1921) und Weinberg (1928).

1. Hypoglossus (XII).

Dieser fast rein somato-motorische Hirnnerv innerviert die beim Vogel wenig entwickelte Zungenmuskulatur und den Syrinx. Einige seiner Zellen stehen mit nach unten ausgewanderten Zellen des Vagus in naher Verbindung, wo sie nach Kappers (1921) ein Lautbildungszentrum bilden. Der Kern wird ventral von einem feinen Fasernetz umgeben, das sich zur Hypoglossuswurzel verdichtet und als Nervenbündel in ventro-lateraler Richtung die Hirnbasis erreicht.

Am 11. e-Tag erscheinen beim Star, am 12. e-Tag beim Huhn die ersten Markscheiden am untern Ende des Hypoglossus-Kernes. Sie gelangen basalwärts bis auf die Höhe der Olive und sind noch recht schwach gefärbt. Einen Tag später (Huhn 13. e-Tag; Star 12. e-Tag) finden wir sie bereits im ganzen ventralen Wurzelgebiet, vom Kern bis zum Austrittsort an der Hirnbasis. Die anfänglich noch geringe Markfaserzahl nimmt gegen die Peripherie zu ständig ab. Vom Kern dorsalwärts verlaufende Fasern sind beim Star am 12. e-Tag gebildet, beim Huhn erscheinen sie zwischen dem 14. und 15. e-Tag, wo sie bereits in der Raphe sich kreuzen. In den folgenden Tagen erfährt das ganze Fasersystem des Hypoglossus eine merkliche Zunahme markhaltiger Elemente. Beim Star verdreifacht sich die Zahl der Markfasern vom 12. auf den 13. e-Tag. Bereits

am 15. E-Tag erscheint der Hypoglossus beim Huhn und beim Star als kräftiges Markfaserbündel. Die Entwicklung der Markscheiden ist demnach bei Star und Huhn eine recht ähnliche, mit dem Unterschied, dass sie beim Star 1—2 Tage früher beginnt als beim Huhn.

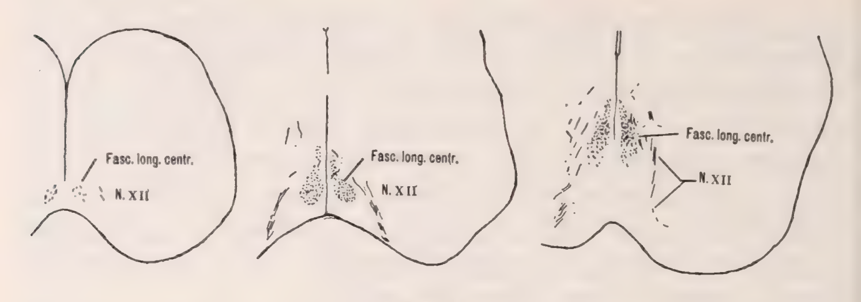


Fig. 1.

Star am 11. e-Tag Star am 13. e-Tag Huhn am 13. e-Tag

Frontalschnitte auf der Höhe des Hypoglossus. Vergr. 1 : 20.

2. Accessorius (XI), Vagus (X) und Glossopharyngicus (IX).

Da die austretenden Wurzeln dieser hintern sensiblen Gruppe von Hirnnerven (Kappers 1921) in sehr enger Berührung zueinander stehen, was die Zugehörigkeit der Markfasern besonders in frühen Entwicklungsstadien sehr schwierig macht, beschränken wir uns hier auf die Myelinisationsverhältnisse beim Vagus.

Der Vaguskern liegt dorsal des Hypoglossuskernes. Seine Wurzelfasern ziehen zum grössten Teil lateralwärts, wo sie dorsal der spinalen Trigeminuswurzel die Oblongata verlassen. Andere weiter rostral gelegene und zu Bündeln zusammengefasste Elemente verlaufen von der Peripherie der Oblongata zur Raphe und kreuzen dort die Fasern der Gegenseite. Wiederum andere, gleichmässig zerstreut liegende Fasern verlaufen von der Kernbasis ventro-lateralwärts. Unterhalb der spinalen Trigeminuswurzel sind sie nicht mehr weiter zu verfolgen.

Beim Star sind im Schlüpfmoment (oder einige Stunden später) die ersten wenigen Markfasern gebildet und zwar an der Stelle, wo die Vaguswurzel die Oblongata verlässt. Beim Huhn finden wir den Myelinisationsbeginn erst am 15. e-Tag, also 2 Tage später als beim Star. Zwei Tage nach dem Erscheinen der ersten Markfasern ziehen myelinisierte Elemente des Vagus bereits als kleine Bündel zur Raphe, ebenso im dorso-lateralen Bereiche des Vagus. Im Vaguskern erscheinen sie beim Star erst am 5. pe-Tag, beim

Huhn zwischen dem 17. und 19. e-Tag. Eine Schnittserie eines 5 pe-Tag alten Stars zeigt sehr schön, wie auch markhaltige Ele-

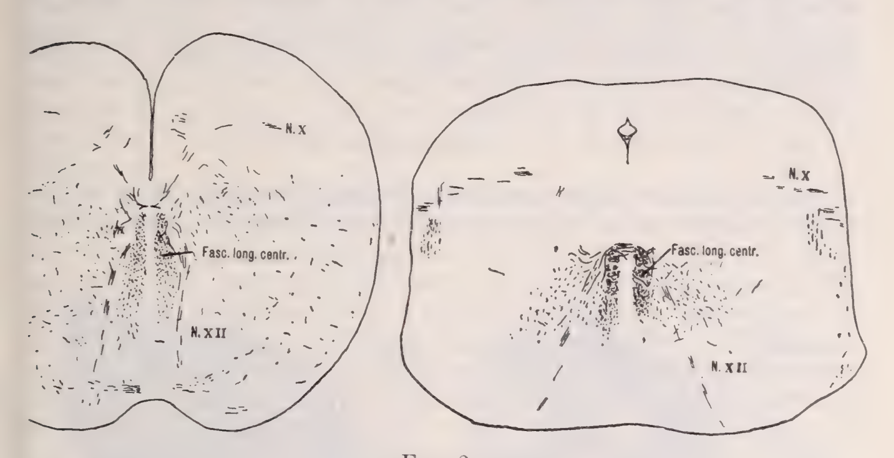


Fig. 2.

Huhn am 15. e-Tag. Star 48 Stunden alt.
Frontalschnitte auf der Höhe des Vagus. Vergr. 1 : 20.

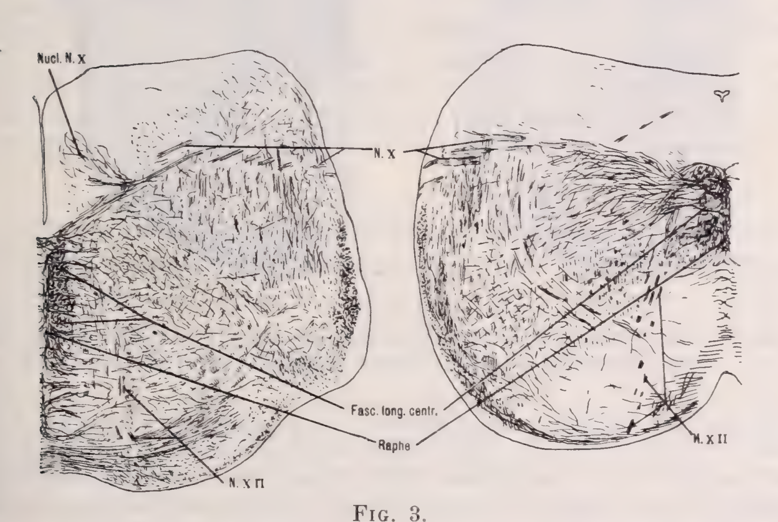


Fig. 3.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Vagus. Vergr. 1 : 20.

mente aus dem Nucl. intermedius bis unter den Vaguskern gelangen und sich dort den Fasern der Vaguswurzel anschliessen. Bei Star und Huhn ist der Verlauf der Markbildung derselbe, wiederum mit

dem Unterschied, dass ähnlich wie beim Hypoglossus im Gehirn des Stars die Vagusfasern 2 Tage früher als beim Huhn myelinisiert werden. Das beim Huhn zwischen dem 19. und 21. e-Tag (Schlüpfmoment) erreichte Myelinisationsstadium finden wir beim Star bereits am 17. E-Tag verwirklicht.

3. Octavus (VIII).

In der Beschreibung der Markscheidenbildung des Octavus beschränken wir uns auf die hauptsächlichsten Faserzüge dieses ziemlich

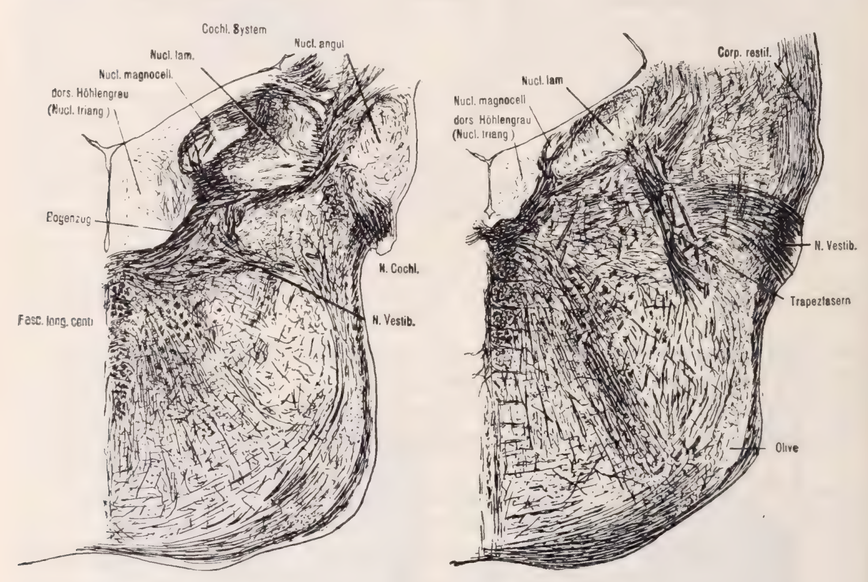


Fig. 4.

Huhn am 21. e-Tag etwas weiter rostral als Fig, 3. Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

komplizierten Systems. Er gliedert sich in einen N. cochlearis und einen N. vestibularis. Der Nucl. magnocellularis und der Nucl. laminaris gelten als die beiden Hauptkerne des Cochlearis. Der erstere ist caudal ein rundlicher Kern, an der dorso-lateralen Oberfläche der Oblongata. Seine Zellsäule schiebt sich rostralwärts immer mehr gegen die Mediane zu, wo er vom ventro-lateral liegenden Nucl. lamin. immer mehr eingebuchtet und schliesslich verdrängt wird. Beide Kerne werden von einem dichten Fasernetz um- und durchsponnen. Im gemeinsamen, stark ausgeprägten Bogenzug kreuzen sie in der Raphe. Vom Nucl. magnoc. zieht der aufsteigende Tr. cochleo-cerebellaris zum lateralen Kern des Kleinhirns. Eine weitere sekundäre Bahn führt zum Nucl. lamin. Ein anderer

Faserzug wendet sich vom grosszelligen Kern zur obern Olive. Aus der ventralen Hälfte des Nucl. lamin. entspringt der Tr. lamino-mesencephalicus (Trapezfasern v. Sinn 1913). Es sind dies Fasern, die aus dem ganzen mittleren Teil, besonders aber aus seiner rostralen Partie austreten. Sie schliessen sich zu lockern Bündeln zusammen und ziehen ventralwärts zur obern Olive und von da in der ventralen Cochlearis-Kommissur zur Raphe. Der Nucl. angularis (Eckkern) liegt extrem dorso-lateral. Markfasern verbinden ihn mit den beiden Cochleariskernen.

Als hauptsächliche Endstätte der aufsteigenden Vestibulariswurzel wird der Nucl. tangentialis bezeichnet. Er liegt in der mittleren Höhe der Oblongata, ganz seitlich an ihrer Peripherie. In lockeren Bündeln ziehen aus ihm in breiter Ausdehnung die Fasern zur Austrittstelle der Wurzel. Dabei schneiden sie einen Teil der senkrecht zu ihnen verlaufenden Trapezfasern des Nucl. lamin. Andere Fasern ziehen zur Mediane und kreuzen in der Raphe mit den Fasern der Gegenseite. Nach Kappers (1921) handelt es sich dabei um Fasern, die mit dem Nucl. tangentialis keine Beziehung haben. Die mehr dorsal und dorso-medial gelegene Zellgruppe der aufsteigenden Vestibulariswurzel setzt sich in der Hauptsache aus dem Deiter'schen Kern, dem Nucl. piriformis, dem Nucl. vestibulo-cerebellaris und dem Nucl. bigeminus zusammen. Sie sind untereinander durch auf- und absteigende Fasern verbunden. Von diesen Zellkomplexen steigen Fasern ins Kleinhirn auf, wo sie in dessen Flocke und Rinde enden. Sinn (1913) ordnet auch das im dorsalen Höhlengrau liegende Kerngebiet (Nucl. triangularis) dem Vestibularisgebiet zu und homologisiert es mit dem entsprechenden Kern bei den Säugern. Es wird von einem feinen, regelmässig ausgebildeten Fasernetz durchsponnen.

Die Entwicklung der Markfasern im Cochlearis- und Vestibularisgebiet verläuft bei Star und Huhn in räumlicher und zeitlicher Hinsicht gleichartig. Am 11. e-Tag finden wir bei beiden die ersten Markfasern an derselben Stelle, nämlich nahe der Raphe, im Bereiche des Bogenzuges. Gleichzeitig sind auch die ersten Fasern der transversalen Vestibulariswurzel markhaltig geworden, die bereits am folgenden Entwicklungstag von der Raphe bis zum Wurzelaustritt an der Peripherie der Oblongata zu verfolgen sind. Ferner erscheinen am 12. e-Tag die ersten Markfasern im Deiter'schen Zellkomplex und im Gebiete der Cochleariswurzel. Am 13. e-Tag ist die Verbindung markhaltiger Fasern von der Raphe (Bogenzug) über die beiden Cochlearis-Kerne zum Eckkern und zum Austritt der Wurzel bei Huhn und Star hergestellt. Bereits umspinnt ein schwaches Markfasernetz den Nucl. magnoc. Vom Nucl. lamin. treten die ersten Trapezfasern aus. Sie sind ab-

wärts bis auf die Höhe der transversalen Vestibularisfasern zu verfolgen. Der Eckkern zeigt an seinem caudo-ventralen Ende die ersten Markscheiden. Am 15. E-Tag sind bei Huhn und Star die beiden Cochleariskerne von einem schon recht dichten Fasernetz eingehüllt und z. T. durchzogen. Trapezfasern sind bis zur Olive

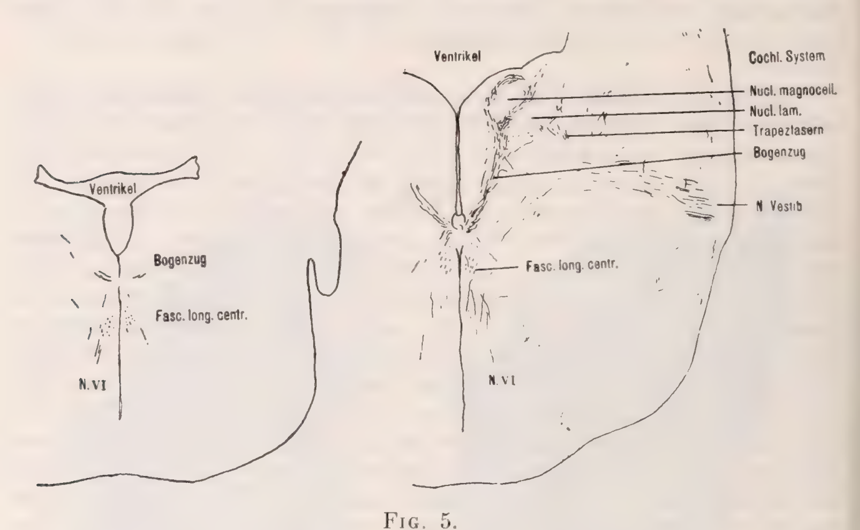


Fig. 5.

Star am 11. e-Tag. Huhn am 13. e-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus. Vergr. 1 : 22.

myelinisiert. Zwei Tage später erreichen sie als ventrale Cochleariskommissur die Raphe. Auch die Markfasern aus dem Deiter'schen Kern, die einen ähnlichen Verlauf nehmen, gelangen, nachdem sie 4—5 Tage früher erschienen, um dieselbe Zeit wie die Trapezfasern bis zur Raphe. Neben dieser gleichartigen Entwicklung der Markscheiden im Gebiete des Octavus sind noch einige kleine Unterschiede zu nennen. Markscheiden vom Deiter'schen Kern zum Corpus restiforme sind beim Star am 13. e-Tag gebildet, beim Huhn erst 1—2 Tage später. Dagegen werden beim Huhn (15 e-Tag) die feinen Fasern im Höhlengrau 4 Tage früher myelinisiert als beim Star (7. pe-Tag).

4. Facialis (VII).

Der motorische Facialiskern (der sensible Anteil fällt seiner äusserst geringen Entwicklung wegen für unsere Arbeit ausser Betracht) setzt sich aus einem dorsal gelegenen, stark ausgebildeten und einem schwä-

chern,ventralen Teil zusammen. Die Fasern verlassen den Kern dorsal in einzelnen Strängen. Auf der Höhe des Abducens sammeln sie sich zu einem starken Bündel, das knieförmig in einem spitzen Winkel nach der Seite umbiegt. Ventral der Vestibulariswurzel verlässt der Nerv die Oblongata. Rostralwärts schliessen sich ihm die Fasern des motorischen Trigeminuskerns an, sodass besonders in Frühstadien die Markfasern

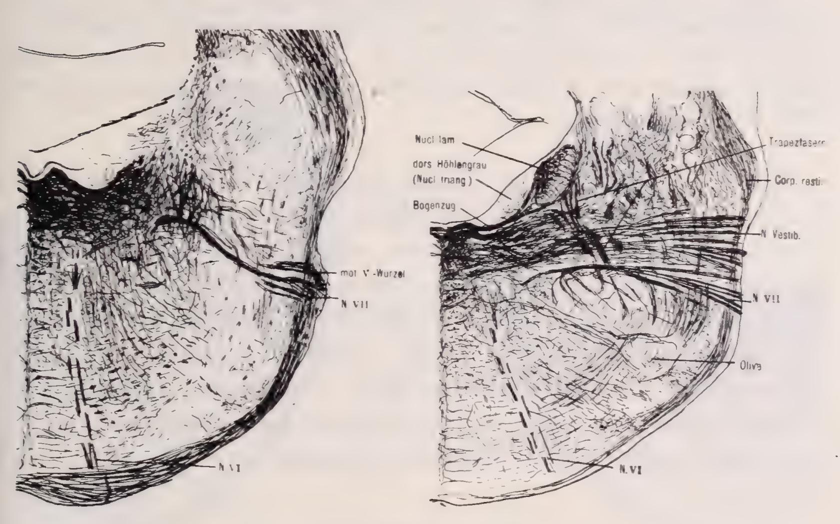


Fig. 6.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Facialis. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

dieser beiden Nerven nicht mehr leicht auseinander gehalten werden können. Vom ventralen Facialiskern ziehen einige Fasern bis zum Knie des dorsalen Anteils, von wo sie nicht mehr weiter verfolgt werden können. Nach Sinn (1913) wenden sich einige von ihnen der Raphe zu, um dort zu kreuzen.

Bei Huhn und Star erscheinen die ersten Markscheiden am 12. e-Tag im Facialisknie mit kurzer Ausdehnung gegen Kern und Austrittstelle der Wurzel. Bis zum 13. e-Tag vermehren sie sich etwas. Sie dehnen sich bis zum Kern und zur Austrittstelle aus. Am 1. pe-Tag gelangen beim Star ganz wenig Markfasern vom ventralen zum dorsalen Kern, nachdem beim Huhn bereits einen Tag früher die ersten dort festgestellt wurden. Am 15. E-Tag finden wir bei beiden im ganzen Facialisgebiet die Markfasern

bereits zu einem kräftigen Bündel vermehrt. Die Myelinisation erfolgt bei Star und Huhn in räumlicher und zeitlicher Hinsicht in derselben Weise.

5. Abducens (VI).

Sein Kern liegt im obern Viertel der Oblongata, hart an der Mittellinie und wird seitlich vom zentralen Längsbündel begrenzt. Seine Fasern bilden mehrere kompakte Bündel, die von seinem ventralen Ende parallel zueinander, in leicht seitlicher Neigung nach unten verlaufen (Siehe Fig. 6).

Am 12. e-Tag sind bei Huhn und Star kurz unterhalb des Kernes und im Kern selbst die ersten Markscheiden gebildet. Am 13. e-Tag erreichen einige der noch wenigen Myelinfasern bereits die Basis der Oblongata. Einen Tag später haben sie sich schon zu schwachen Bündeln vermehrt. Es scheint, dass die nachfolgende Markanhäufung beim Star etwas schneller verläuft, indem die Einzelstränge im Vergleich zum Huhn eine grössere Anzahl Einzelfasern aufweisen. Bis zum 17. E-Tag sind bei beiden die einzelnen Stränge zu markanten Markbündeln geworden.

6. Trigeminus (V).

a) *Motorischer und sensibler Anteil.*

Der motorische Trigeminuskern lässt sich in einen grössern ventralen und einen kleinern dorsalen Anteil trennen. Der dorsale Anteil schliesst unmittelbar rostral an den Facialiskern. Sein Faserbündel zieht von ihm zuerst aufwärts und biegt dann schräg abwärts nach aussen um. Es nimmt dabei einen ganz ähnlichen Verlauf wie die Facialiswurzel, verlässt aber die Oblongata gemeinsam mit den Fasern des ventralen motorischen Kerns ventral vom Facialisbündel. Der grössere ventrale Anteil des motorischen Trigeminuskernes liegt etwas ventro-lateral des dorsalen Anteils. Seine Fasern bilden ein kräftiges Bündel. Dorsal wird es von dem viel stärkeren, etwas aufgelockerten Strang des sensiblen Kerns begrenzt.

Der kuglige bis länglich eiförmige sensible Kern des Trigeminus ist bei allen Vögeln gut ausgebildet und dürfte nach Kappers (1921) vorwiegend für die Innervation des Schnabels verantwortlich sein. Er liegt ganz seitlich in der Oblongata über seinem Wurzelaustritt. Im Adultzustand ist der ganze Kern von einem dichten Fasernetz eingekapselt, das auch sein Inneres durchzieht.

Beim Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 12. e-Tag im mot. Anteil des Trigeminus und am 13. e-Tag in seinem sensiblen Anteil. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen (13. e-Tag bis 14. E-Tag) sind beim Star die ersten Markscheiden im mot. Trigeminuskern und am 15. E-Tag im sensiblen gebildet. Das erste Mark entsteht für den mot. Kernteil ganz peripher, wo seine Wurzel die Oblongata verlässt. Am nächsten Tag ziehen andere Markfasern

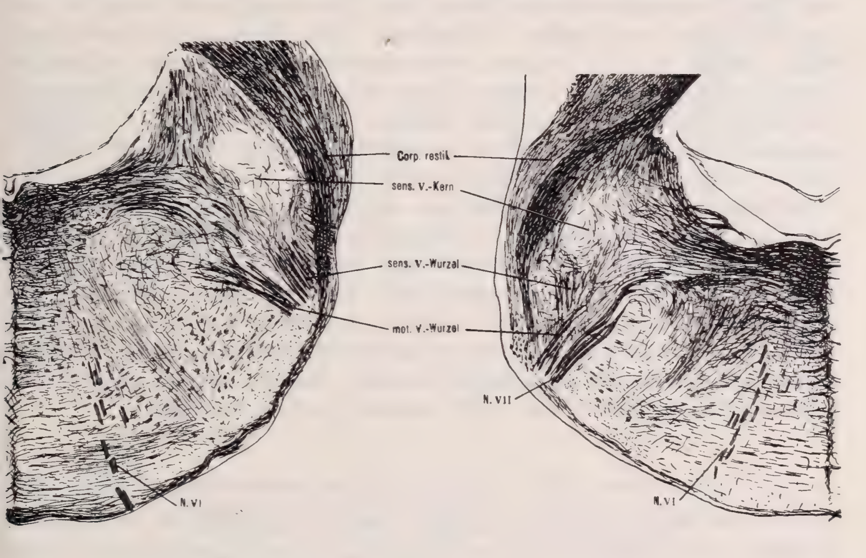


Fig. 7.

Huhn am 21. e-Tag. Star am 9. pe-Tag.
Frontalschnitte auf der Höhe des Trigeminus. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 18.

medianwärts bis zur Raphe, wo sie sich verlieren. In den folgenden Tagen vermehren sie sich dann sehr rasch. Die Myelinisation des sensiblen Kerns beginnt am untern Kernteil, oberhalb der austretenden Trigeminuswurzel. Der Kern selbst ist noch markfrei. Erst am 17. E-Tag sind bei Huhn und Star im caudalen untern Drittel einige Markscheiden zu sehen. Im ganzen Kerngebiet finden wir Markscheiden beim Huhn am 21. e-Tag, beim Star am 13. pe-Tag (= 25. E-Tag). Die Myelinisation erfolgt also in derselben Reihenfolge bei beiden Vögeln, mit dem Unterschied, dass sie beim Star für beide Kernteile (motorisch und sensibel) 1—2 Tage später einsetzt.

b) *Mesencephalische Trigeminuswurzel.*

Faser- und Kernverhältnisse wurden von WEINBERG (1928) bei Sperling, Taube und Ente eingehend beschrieben. Der Kern befindet sich in horizontal sehr flacher Ausbreitung im dorso-medialen Teil der Sehhügel und dehnt sich caudalwärts über dem Aquaeduct im Mittelhirn bis auf die Schnittebene der Trochleariskreuzung aus. Eine Reihe seiner Zellen liegen im Tectum, über dem Ventrikel. Es wird eine *mittlere* und eine *seitliche Zellgruppe* unterschieden. Die mittlere Gruppe erstreckt sich von der Trochleariskreuzung über dem Aquaeduct nach vorn bis auf die Höhe der intertectalen Kommissur. Die Zellen liegen meist einreihig (selten in 2—3 Reihen) nebeneinander. Die seitliche Zellgruppe befindet sich im dorso-lateralen Wulst des Tectum über dem Ventrikel. Sie liegen weiter voneinandern entfernt als die Zellen der mittleren Gruppe. Viele Axone der mittl. Zellgruppe wenden sich scharf caudalwärts, verlaufen im vorderen Teil des Velum bis auf die Höhe des Trochleariskerns, biegen dort seitlich ab. Vor dem Nucl. isthmo-opticus wenden sie sich ventralwärts, bis sie den mot. Trigeminuskern erreichen. Die Fasern der lateralen Gruppe sind auf der Schnittebene, wo der Ventrikel des Tectum sich rostral mit dem Aquaeduct vereinigt, zu Einzelbündeln zusammengefasst. Die meisten verlaufen seitlich zwischen Sehhügel-Ventrikel und Aquaeduct zum starken Marklager des Tectum, event. aber noch weiter peripheriewärts. Andere wenden sich weiter ventralwärts ins Gebiet des Nucl. mesencephalicus lateralis.

Im Fasersystem der mesenc. Trigeminuswurzel werden die ersten Markscheiden am caudalen Ende der mittleren Zellgruppe gebildet, wo sie beim Huhn am 13. e-Tag, beim Star am 15. E-Tag im Aquaeduct erscheinen und auf Sagittalschnitten vom Oculomotoriuskern bis zum Trochleariskern verlaufen. Beim Huhn scheinen einige bereits bis gegen den mot. Trigeminuskern zu ziehen, was beim Star auf diesem Stadium noch nicht mit Sicherheit gesagt werden kann. Zwei Tage später hat sich ihre Zahl stark vermehrt. Beim Huhn biegen einige Markfasern caudal vom Trochleariskern rechtwinklig nach oben um, gegen das Kleinhirn zu. Nach vorn sind einige Myelinfasern bis zum Tectumanfang entstanden. Erst nachdem auf dem ganzen Gebiet der mittleren Zellgruppe der mesenc. Trigeminuswurzel Markscheiden gebildet sind, beginnt die Myelinisation auch bei den Fasern der lateralen Zellgruppe, wobei sie sich von innen lateralwärts mit Mark umhüllen. Beim Huhn sind die ersten dieser markhaltigen Elemente am 17. e-Tag, beim Star am 19. E-Tag, also ebenfalls mit einem zeitlichen Rückstand von 2 Tagen gebildet. In dünnen Strängen

führen sie gegen die Peripherie des Tectum hin, die sie 2 Tage später erreichen. Durch ihr starkes Kaliber unterscheiden sie sich gut von den übrigen Fasern der Sehhügel. Damit ist das ganze Gebiet dieses Fasersystems mit myelinisierten Elementen durchzogen. Die Myelinisation zeigt bei beiden Vögeln einen gleich-

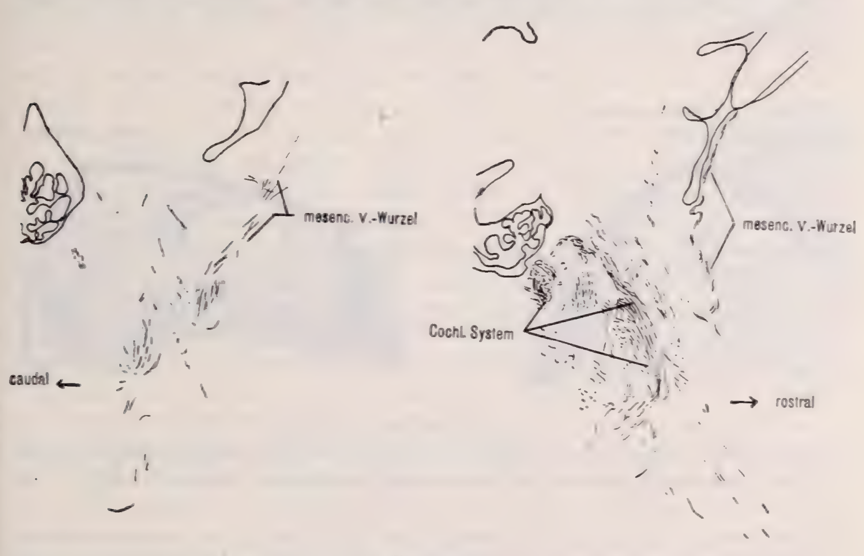


Fig. 8.
Huhn am 13. e-Tag. Star 48 Stunden alt.
Sagittalschnitte: mesenc. Trig. Wurzel. Vergr. 1 : 22.

artigen Verlauf, mit dem Unterschied, dass sie beim Star 2 Tage später beginnt als beim Huhn.

7. Trochlearis (IV).

Der aus grossen Zellen zusammengesetzte Kern des Trochlearis grenzt rostral an die Zellmasse des Oculomotorius. Er liegt etwas vor dem Kleinhirnschenkel. Ventral bis ventro-medial wird er vom starken zentralen Längsbündel getragen. Die meisten Fasern des Trochlearis sammeln sich bei Star und Huhn in vier von einander scharf getrennten, starken Bündeln. Drei von ihnen verlassen den Kern an seinem Scheitelpunkt. Sie wenden sich zuerst leicht seitlich und biegen dann wieder zur Mittellinie um. Der vierte Strang verläuft viel weiter seitlich und gelangt dabei in den Bereich der zum mot. Kern des V. Hirnnerven absteigenden Fasern der mesencephalischen Trigeminuswurzel. Dort biegt das Bündel spitzwinklig um und zieht zur Mitte hin, wo es ge-

meinsam mit den übrigen 3 Bündeln des Trochlearis über dem IV. Ventrikel sich mit den Bündeln der Gegenseite kreuzt. Von der Mitte der Oblongata zieht der Trochlearis als geschlossener Nervenstrang nach aussen. Eine weitere, aber viel kleinere Zahl von Markfasern zieht vom Trochleariskern ventralwärts, wo sie sich in der untern Oblongata-Hälfte verlieren. Dabei ziehen sie durch das zentrale Längsbündel hindurch, ob sie dabei mit ihm in Verbindung stehen, konnte nicht beobachtet werden.

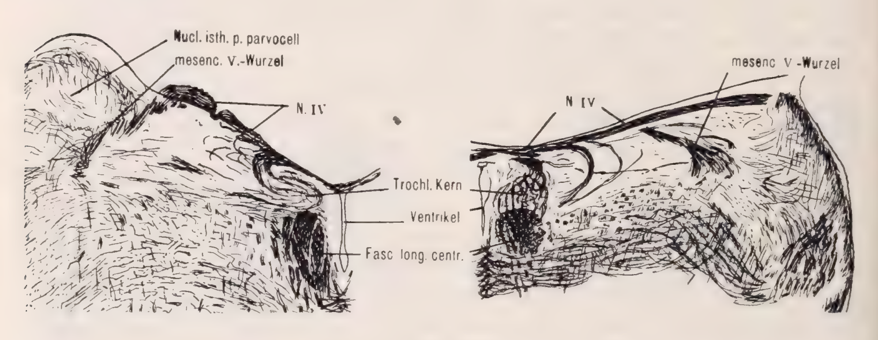


Fig. 9.
Huhn am 21. e-Tag (linke Hälfte). Wachtel am 2.-3. pe-Tag (rechte Hälfte). Frontalschnitte auf der Höhe des Trochlearis. Vergr. 1 : 20.

Bei Star und Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 13. e-Tag. Sie entstehen im Kerngebiet selbst oder dorsal von ihm, an der Stelle, wo wir später die markanten Faserstränge finden. Ganz wenige Markfasern (beim Star gefunden) streben auf diesem Entwicklungsstadium vom Kern ganz kurz ventralwärts. Die Myelinisation nimmt in der Folge einen sehr raschen Verlauf. Zwei Tage nach dem Auftreten der ersten Markscheiden finden wir beim Huhn auf Sagittalschnitten 30 quer getroffene Markfasern, beim Star deren sogar 50. Die 4 Stränge sind auf ihrer ganzen Ausdehnung mit einer Reihe von Markscheiden deutlich markiert. Unterhalb des Kernes ziehen Markscheiden ventralwärts. Der 17. E-Tag zeigt uns eine weitere starke Vermehrung myelinisierter Fasern, woran auch die ventral vom Kern austretenden Markscheiden beteiligt sind. Sie sind zu einem lockeren Bündel herangewachsen. Auf Sagittalschnitten zählen wir im Querschnitt des Trochlearis bei Star und Huhn 150—200 Markfasern. Sie haben sich innert 4 Tagen vervierfacht. Die Myelinisation zeigt bei Star und Huhn grösste zeitliche Uebereinstimmung.

8. Oculomotorius (III).

Kappers (1921) unterscheidet im Kerngebiet des Oculomotorius vier verschiedene Kerngruppen. Der *ventro-mediale* Teil liegt der Raphe eng an. Caudal reicht er knapp auf die Höhe des über ihm gelegenen dorso-lateralen Teiles, welcher auch in rostraler Richtung etwas über ihn hinausragt. Dorsal wird er vom zentralen Längsbündel begrenzt. Nach unten läuft er spindelförmig aus. Der *dorso-laterale* Teil dehnt sich in seiner Längsrichtung am weitesten nach vorn und hinten aus. Caudal berührt er die vordersten Zellen des Trochleariskernes und rostral den vor ihm liegenden Kern des zentralen Längsbündels. Der *dorso-mediale* Teil, als obere Fortsetzung des ventro-medialen Teiles grenzt hart an die Mittellinie. Seitlich steht er beim Huhn in Verbindung mit dem dorso-lateralen Teil. Beim Star aber schiebt sich das zentrale Längsbündel dazwischen, sodass sich die Kernteile nur an ihrer untersten Randzone berühren. Dazwischen verlaufen dort die Fasern aus dem *Nucl. accessorius III* und dem dorsalen Gebiet des dorso-lateralen Teils abwärts, sodass die Abgrenzung sehr deutlich wird. Beim Huhn liegen diese beiden Kerngebiete eng nebeneinander, wobei der dorso-laterale Teil etwas weiter nach oben reicht. Der *Nucl. accessorius III* bildet die dorsalste Kerngruppe des Oculomotorius. Er soll sich nach Kappers (1921) durch seinen kleineren Umfang und die geringere Färbbarkeit der Zellen von den 3 übrigen Gruppen unterscheiden. Beim Star wurde aber festgestellt, dass seine etwas locker gelagerten Zellen auf Frontalschnitten einen viel grösseren Raum einnehmen als jeder der drei andern Teile. Beim Huhn ist dieser Unterschied weniger gross. Rostral reicht er ungefähr auf dieselbe Höhe wie der dorso-laterale Teil, caudal aber nur bis auf zwei Drittel dessen Ausdehnung. — Innerhalb des Oculomotoriuskerns nimmt die Faserzahl von oben nach unten ständig zu. Die meisten Fasern aus dem Nucl. accessorius und dem dorso-lateralen Teil sammeln sich seitlich des dorso-lateralen Teiles, verlaufen dann leicht einwärts nach unten, wo sie zwischen Raphe und dem ventromedialen Teil zu liegen kommen. Dort kreuzen sie oder streben mit andern Fasern ventralwärts. Auch die meisten Fasern der andern Kerngebiete verlaufen leicht gegen die Mitte zu, um dann gesammelt am untern Ende des Kerns den markanten Oculomotorius zu bilden. Zu starken Bündeln zusammengefasst verlässt der Oculomotorius caudal vom Chiasma opt. die Hirnbasis. — Aus dem dorso-lateralen Kern und in kleinerem Masse auch aus dem Nucl. accessorius ziehen wenige Fasern dorso-lateralwärts ins Gebiet der Commissura posterior.

Die ersten Markscheiden finden wir am caudo-ventralen Ende des ventro-medialen Kernteiles. Beim Star sind sie dort am 12. e-Tag etwas weiter entwickelt als beim Huhn am 11. e-Tag. Sie sind nur ganz kurz abwärts zu verfolgen, erreichen aber bei beiden Vögeln

schon am 13. e-Tag in gradlinigem Verlauf die Austrittsstelle des Nerves. Im Kern selbst entwickeln sich die Markscheiden von unten nach oben. Am 13. e-Tag sind die ersten im dorso-medialen und dorso-lateralen Teil und erst am 15. E-Tag die ersten auch im untersten Teil des Nucl. accessorius. Unterdessen ist das Nervenbündel durch rasche Vermehrung der Markscheiden recht stark geworden. Viele der Fasern kreuzen in der Raphe. Erst am 21. E-Tag ist auch der Nucl. accessorius von recht vielen Markfasern durchzogen. Einige von ihnen verlaufen lateralwärts in den Bereich der Commissura post., die meisten aber sammeln sich in seinem untern Ende und durchziehen die darunter liegenden Kernteile in starken Bündeln. Die Myelinisation verläuft bei Star und Huhn in grosser zeitlicher Uebereinstimmung.

9. Fasciculus longitudinalis centralis (zentrales Längsbündel).

Als einer der stärksten Faserstränge durchzieht das zentrale Längsbündel das ganze Myelencephalon. Seine Fasern schmiegen sich in diesem hintersten Hirnteil der Mittellinie eng an. Von den kreuzenden Fasern der Raphe wird es zu starken Strängen zusammengefasst. Wo der IV. Ventrikel caudal seine grösste Tiefe erreicht, wendet es sich um ihn etwas schräg dorsalwärts herum und zieht weiter nach vorn. Nachdem es am Boden des Trochleariskerns vorbei gezogen ist, legen sich seine Fasern hart an die Seite des Oculomotoriuskerns, den sie gegen die Mediane hin stark eindellen. Rostral davon dringen sie in den Kern des Fasc. longitudinalis centralis ein. Dieser Zellkomplex bildet eine massige Zellsäule, die sich dorsal an das rostrale Ende des medialen Teiles des Oculomotorius anlehnt. Anhand von Kalibermessungen konnten wir feststellen, dass im Fasc. long. centr. die mächtigsten Markfasern im ganzen Vogelhirn vorkommen. Beim adulten Huhn messen die gröbsten Fasern unter ihnen 12 μ, beim Star 10 μ.

Im zentralen Längsbündel finden wir beim Huhn und beim Star am 11. e-Tag die ersten Markscheiden, wo sie vom Rückenmark herkommend in der Oblongata bis ans hintere Ende des IV. Ventrikels gelangen. Die Zahl der myelinisierten Elemente ist caudal etwas geringer als weiter vorn, wo wahrscheinlich Elemente aus dem bereits reichlich mit Markscheiden versehenen Cochlearissystem in den Fasc. long. centr. übertreten. Ebenso scheinen auf dieser Schnitthöhe Fasern ventralwärts aus dem Längsbündel auszutreten, was zu einer weitern Verminderung der weiter rostral

verlaufenden Faserzahl beiträgt. Am 13. e-Tag erreichen die ersten Markfasern das Kerngebiet des Längsbündels, nachdem beim Star am 12. e-Tag schon einige Fasern bis zum Oculomotorius gelangen. Am 12. e-Tag finden wir sie beim Huhn bis knapp zum IV. Ventrikel entwickelt. Doch dürfte diese kleine Differenz kaum von nennenswerter Bedeutung sein. Bemerkenswert ist die sehr rasche Vermehrung der Markfasern zwischen dem 13. und 17. E-

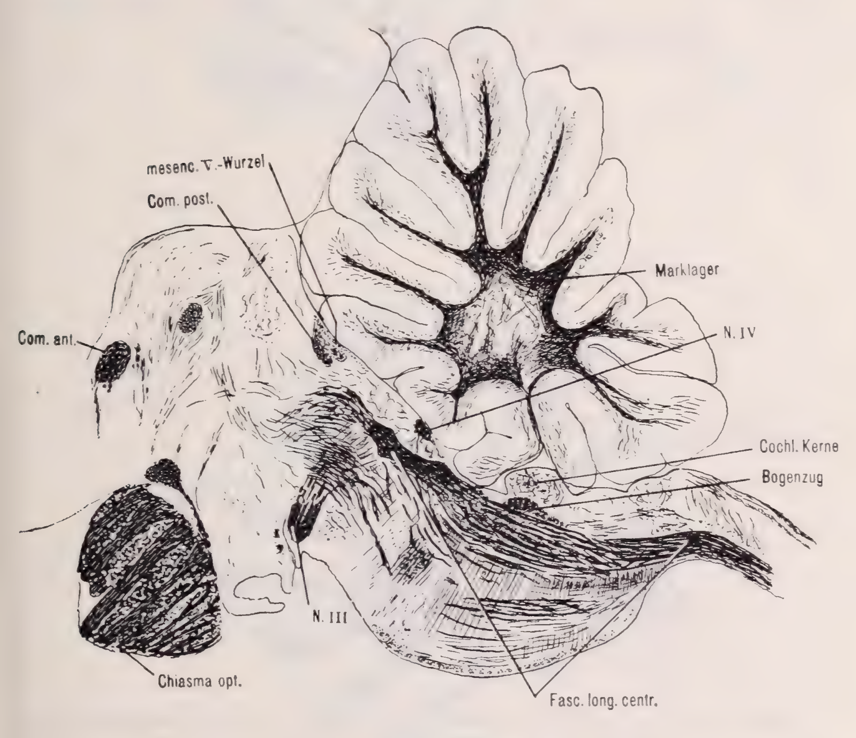


Fig. 10.
Star ad., Sagittalschnitt: Oculomotorius und Fasc. long. centr. Vergr. 1 : 7.

Tag, wo sie sich versechsfachen (13. e-Tag beim Huhn 150 Querschnitte gezählt, am 17. e-Tag deren 1000; ähnliches Ergebnis auch beim Star). Am 15. E-Tag zeigen sich die ersten Markfasern innerhalb des Kerns. Im Zellkomplex verlaufen sie nach unten. Am selben Entwicklungstag laufen beim Huhn andere Markfasern zur Commissura posterior, in welchem Fasergebiet noch keine Markscheiden gebildet sind. Beim Star ist diese Verbindung ein-

deutig erst am 17. E-Tag hergestellt. Auch in diesem Fasersystem stellen wir wiederum bei Star und Huhn grosse zeitliche Uebereinstimmung fest.

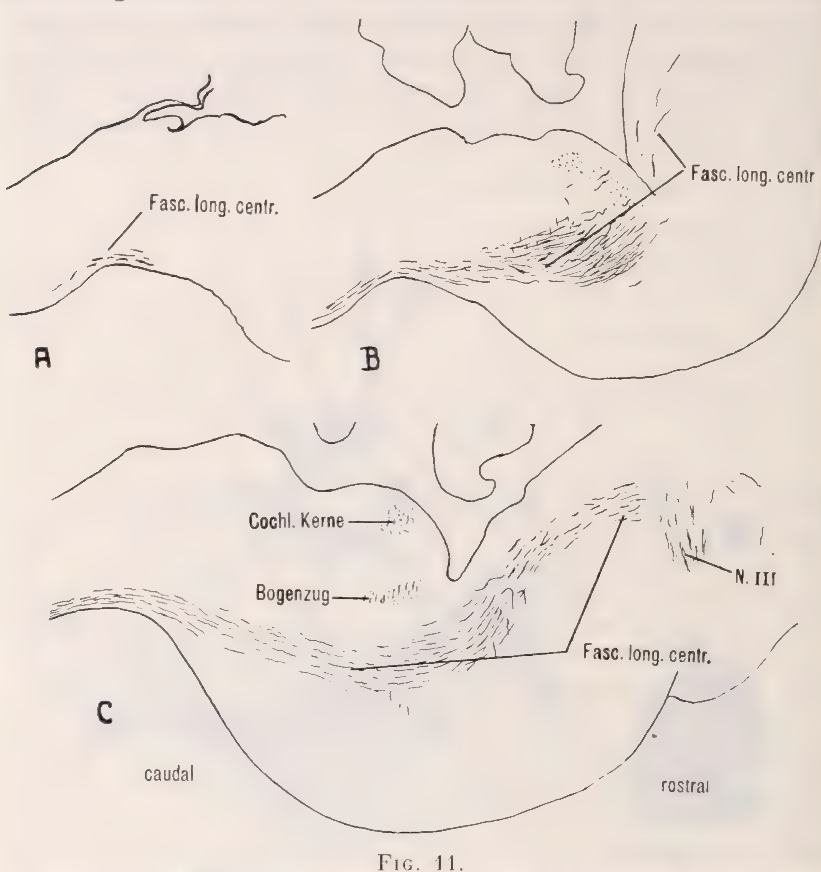


Fig. 11.
A: Huhn 11. e-Tag, B: Star 12. e-Tag, C: Huhn 13. e-Tag. Sagittalschnitte: Fasc. long. centr., Vergr. 1 : 16.

B. KLEINHIRN

Die Kern- und Faserverhältnisse im Kleinhirn des Vogels sind von Shimazono (1912) eingehend bearbeitet worden. Dabei wurde auch die Markscheidenentwicklung einiger Faserzüge beim Huhn verfolgt. Für unsere Untersuchungen halten wir uns an die dort benutzte Nomenklatur.

Das bei den Vögeln gut ausgebildete Kleinhirn hat beim Huhn

eine seitlich abgeflachte, kugelige Form. Beim Star ist es von hinten nach vorn etwas zusammengedrängt. Es setzt sich aus einem

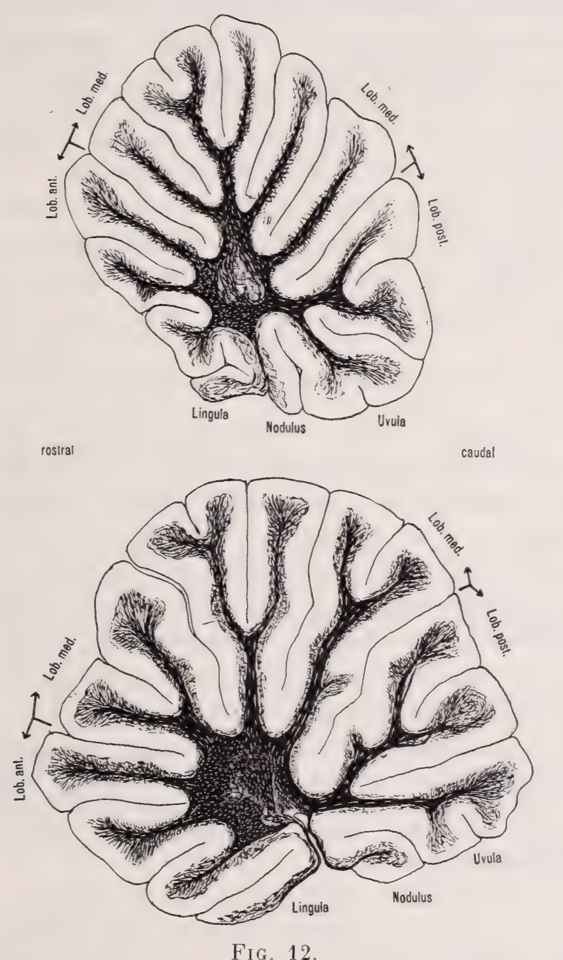


Fig. 12.
Star ad., Huhn ad.,
Sagittalschnitte: Kleinhirn. Uebersichtsbilder. Vergr. 1 : 6.

starken Mittelstück und aus zwei seitlichen Anhängen zusammen, die von Kappers (1921) mit den Flocken der Säuger homologisiert wurden. Beim Star sind diese beiden aurikulären Anteile des hintern Kleinhirnlappens verhältnismässig lang und dünn, sichelartig nach unten gebogen, beim Huhn dagegen kürzer und dicker, nur schwach caudo-ventral gekrümmt. Die Fissura primaria und

die Fissura praepyramidalis gliedern das Kleinhirn in einen Lobus anterior, einen Lobus medius und einen Lobus posterior. Der Lob. ant. gliedert sich in weitere vier Lappen; Pyramide, Uvula und Nodulus bilden den Lob. post. Von den drei Lappen des Lob. med. ist der vorderste am mächtigsten ausgebildet. Beim Huhn sind sie alle an ihrem Ende nochmals in zwei Falten gegabelt. Beim Star bleiben dagegen die verhältnismässig dünnen caudalen Lappen unverzweigt, der vordere aber ist dreifach gefaltet.

Die mediane graue Substanz des Kleinhirns lässt sich nach Shimazono (1912) in zwei hauptsächlichste Kerngebiete unterteilen, den Nucl. lateralis cerebellaris und den Nucl. medius. Der letztere gliedert sich caudal in eine ventrale und eine dorsale Hälfte.

1. Grössere nervenbahnen.

Um vergleichbare Werte in der Myelinisation des Kleinhirns bei Huhn und Star zu bekommen, verfolgten wir die Markscheidenbildung bei folgenden zu- und wegführenden Nervenbündeln: Tr. spino-cerebellaris (Verbindung mit Oblongata und Rückenmark), Tr. tegmento-cerebellaris (Verbindung mit Thalamus), Tr. bulbo-cerebellaris (Verbindung mit der Oliva superior) und Wallenberg'sche Kommissur. Ferner verfolgten wir die Myelinisation innerhalb der einzelnen Lobi und speziell in der Rinde der Flocke und dem untersten Lappen des Lobus anterior.

Der *Tr. spino-cerebellaris* gelangt vom Rückenmark in die Oblongata. Als starkes Faserbündel wendet er sich dorsal der Vestibulariswurzel aufwärts in den Kleinhirnstiel. Nach Shimazono (1912) teilt sich das Bündel ventral des Nucl. lateralis cerebellaris in zwei Aeste, welche diesen Kern beidseitig umfassen.

In seinem Bereich erscheinen die ersten Markscheiden beim Huhn am 13. e-Tag, im seitlichen Teil des Kleinhirnstiels. Shimazono fand sie dort schon am 12. e-Tag. Einige dieser Fasern begeben sich vom ventralen Ende des Nucl. laterialis cerebellaris medial- und lateralwärts dieses Kerns. Am 15. e-Tag sind Markfasern in der medialen Kreuzung festzustellen. Einige von ihnen verlieren sich im Nucl. medius. Auch die Markfasern des lateralen Astes haben sich dorsalwärts bis auf diese Höhe entwickelt. Beim Star finden wir die ersten Markfasern bei einem 48 Stunden alten Nestling (14.—15. E-Tag), in schon ziemlich grosser Zahl, nachdem bei einem 14 E-Tag alten Star noch keine gefunden wurden. In dorso-

lateraler Richtung reichen sie bis kurz über das obere Ende der Flocke. Medialwärts kreuzen sie mit den Fasern der Gegenseite.

Der Kern des *Tr. tegmento-cerebellaris* (Bindearm nach Edinger 1896) soll nach Edinger in der Haube, am caudalen Ende des Zwischenhirns liegen. Etwas caudal davon kreuzen sich die Faserzüge der beiden homologen Ganglien und verlaufen dann dorsalwärts gerichtet ins Kleinhirn.

Beim Huhn sind am 13. e-Tag die ersten feinen Markscheiden gebildet. Leicht gehäuft finden wir sie im vorderen Kleinhirnstiel. Ventralwärts davon nehmen sie an Zahl rasch ab. Die untersten reichen knapp über die Markfasern der mesenc. Trigeminuswurzel hinaus. Bis zum 15. e-Tag vermehren sie sich stark. Einige von ihnen erreichen die Kreuzungsstelle. Am 17. e-Tag sind sie bereits derart zahlreich geworden, dass sie auf den Schnitten als Band erscheinen. Beim Star sind die ersten Markscheiden dieses Bündels am Ende des 15. E-Tages gebildet, also 2 Tage später als beim Huhn. Auch die weitere räumliche Entwicklung der Markscheiden zeigt in diesem Bündel beim Star einen Rückstand von 2 Tagen.

Die Fasern des *Tr. bulbo-cerebellaris* ziehen von der Oliva superior seitlich vom Deiter'schen Kern in den Kleinhirnstiel. Dort mischen sie sich mit den andern auf- und absteigenden Fasern des Corpus restiforme. Shimazono (1912) nimmt an, dass seine Elemente cerebellifugal leiten.

Die ersten Markfasern erscheinen beim Huhn am 15. e-Tag, wo wir sie in schon recht grosser Zahl antreffen, ganz ähnlich wie auch beim Star am 15.—16. E-Tag. Sie verlaufen von der obern Olive bis zum Nucl. lateralis cerebellaris. Im Gegensatz zu den beiden oben besprochenen Faserbündeln finden wir im Tr. bulbo-cerebellaris, und wie wir später sehen werden, auch in der Wallenberg'schen Kommissur, in räumlicher und zeitlicher Hinsicht Uebereinstimmung bei Star und Huhn.

Die Wallenberg'sche Kommissur, deren Ursprung noch unbekannt zu sein scheint, verläuft nach ihrer Kreuzung im untern Teil der Raphe parallel zur Hirnoberfläche nach oben. Seitlich des quer getroffenen Tr. spino-cerebellaris begeben sich ihre Fasern in den Kleinhirnstiel, um gemeinsam mit diesen Fasern ins Kleinhirn zu gelangen. Einzelne Elemente sollen nach Shimazono (1912) in die Flocke abgegeben werden.

Bei Huhn und Star finden wir die ersten Markscheiden am 15. E-Tag, etwas dorso-lateral der obern Olive. Sie sind ganz kurz aufwärts gegen den Kleinhirnstiel hin zu verfolgen. Am 17. E-Tag

haben sich die ersten Markscheiden dieser Kommissur bis zur Raphe entwickelt. In ihrer dorsalen Ausdehnung verlieren sie sich im dichten Faserbündel des Corpus restiforme.

2. Rinde und Marklager einer Kleinhirnlamelle.

Beim gleichmässigen Fortschreiten des Myelinisationsprozesses innerhalb der oben besprochenen Faserbündel war zu erwarten,

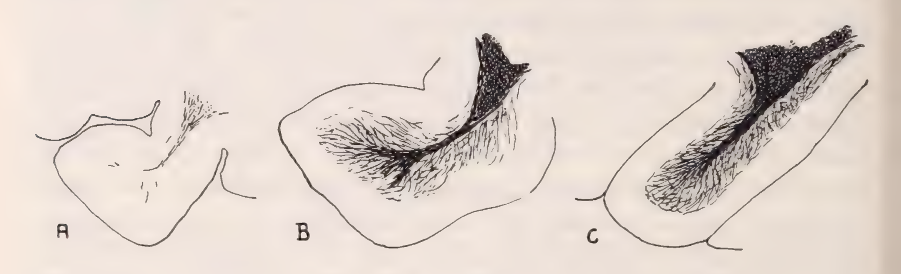


Fig. 13.
Huhn A: 17. e-Tag, B: 21. e-Tag, C: ad. Sagittalschnitte: Kleinhirnlamelle. Vergr. 1 : 20.

dass der zeitliche Abstand der Markscheidenbildung (Rückstand beim Star von 2 Tagen für Tr. spino-cerebellaris und Tr. tegmento-cerebellaris) auch an den Endstellen dieser Bündel, nämlich in der Kleinhirnrinde, zum Ausdruck kommen musste. Dies ist tatsächlich der Fall. Als Vergleichsobjekt für die Markscheidenbildung im Innern des Kleinhirns (Marklager und Rinde) wählten wir uns vorerst die über der Lingula liegende Lamelle des Lob. anterior. Beim Star verzweigt sich das Marklager innerhalb dieser Lamelle in eine nach vorn und eine nach unten gerichtete Falte. Beim Huhn dagegen unterbleibt diese Gabelung. (Siehe Fig. 13.)

Die ersten feinen Markfasern erscheinen beim Huhn am 15. e-Tag im Marklager des Lappens und dringen ungefähr bis in dessen Mitte vor. Dasselbe Schnittbild zeigt der Star an seinem 5. pe-Tag (17. E-Tag), also 2 Tage später als beim Huhn. Am 19. e-Tag sind beim Huhn die ersten Myelinelemente bis an die Purkinje'sche Zellschicht vorgedrungen, beim Star am 12. pe-Tag, was einen Rückstand von 5 E-Tagen für den Star bedeutet. Am Schlüpftag finden wir beim Huhn die ersten Markfasern, die angrenzend an die Purkinje'sche Zellschicht parallel zu ihr verlaufen, beim Star erscheinen sie zum ersten Mal am 19. pe-Tag. Damit ist beim Star

in dieser Kleinhirnfalte auf die Ausflugszeit hin ein ähnlicher Bildungsgrad der Markscheiden erreicht, wie beim Huhn zwischen dem 10.—20. pe-Tag.

3. Rinde und Marklager in der Flocke.

Besondere Beachtung schenkten wir dem Myelinisationsprozess in der *Flocke.* Nach den Feststellungen von Shimazono (1912)

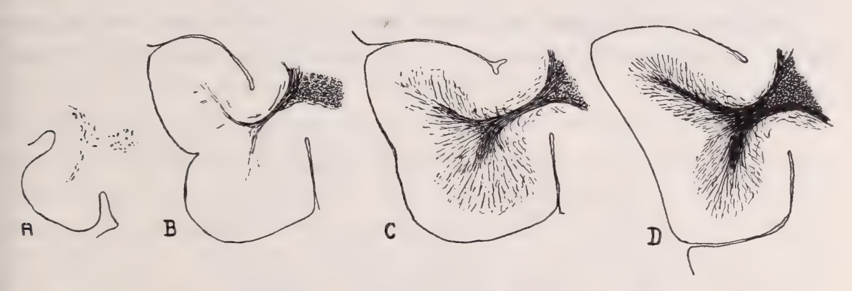


Fig. 14.
Star A: 4. pe-Tag, B: 9. pe-Tag, C: 12. pe-Tag, D: ad. Sagittalschnitte: Kleinhirnlamelle. Vergr. 1 : 20.

verlaufen Fasern vor allem aus dem Oktavusgebiet (Tr. octavofloccularis) in die Rinde der Flocke. Er beobachtete ferner, dass dieser Kleinhirnteil im Anschluss an die Markscheidenbildung des Oktavus vor allen andern Rindenteilen des Kleinhirns myelinisierte Fasern aufweist. Diese Feststellung bestärkte Kappers (1921) in der Ansicht, dass die Flocke als ein altertümlicher Anteil des Kleinhirns aufgefasst werden müsse. Shimazono fand beim Hühnerembryo am 17. Entwicklungstag nur in der Rinde der Flocke Markscheiden. Wir möchten schon jetzt darauf hinweisen, dass wir auf jenem Entwicklungsstadium bereits markhaltige Fasern in der Körnerschicht anderer Kleinhirnlamellen (z. B. Uvula) ebenfalls gefunden haben. Beim Huhn finden wir am 15. e-Tag an der Basis der Flocke die ersten, ihrem Innern zugerichteten Markfasern; sie dringen aber noch nicht in die Körnerschicht (innerste Rindenschicht) ein. Auch am 19. e-Tag gelangen sie in der Granularschicht noch nirgends bis zur Schicht der Purkinje'schen Zellen heran. Erst am 21. e-Tag ist die Markbildung so weit fortgeschritten. Der Myelinisationsprozess verläuft demnach eher langsamer als in der oben beschriebenen untersten

Lamelle des Lobus anterior. Beim Star finden wir am 5. pe-Tag ähnliche Markverhältnisse wie beim Huhn am 15. e-Tag (Beginn). Die PURKINJE'sche Zellschicht wird beim Star erst zwischen dem 11. und 13. pe-Tag erreicht, was einen Rückstand im Vergleich zum Huhn um 2—3 Tage bedeutet.

4. Uebrige kleinhirnrinde.

Nachdem der Myelinisationsprozess der Flocke und der untersten Lamelle des Lob. anterior kurz beschrieben wurde, soll hier

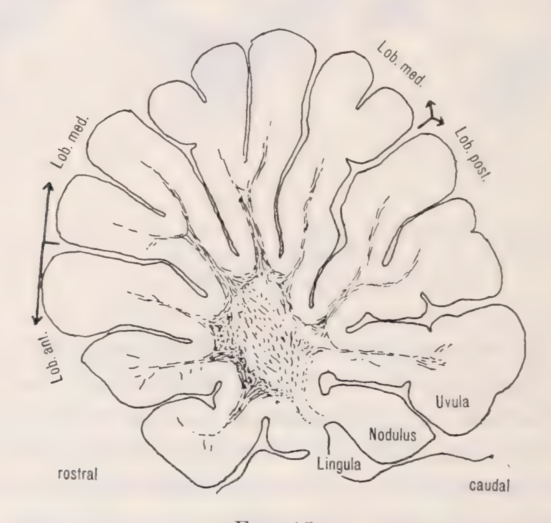


Fig. 15.
Huhn am 17. e-Tag, Sagittalschnitt: Kleinhirn. Vergr. 1 : 14.

noch ein knapper Ueberblick über die Entwicklung der Markscheiden anhand von medialen Sagittalschnitten für das ganze Kleinhirn gegeben werden.

Die ersten Markfasern im Kleinhirn (Elemente des Tr. spinocerebellaris) durchziehen beim Huhn am 13. e-Tag in dorsaler Richtung den Kleinhirnstiel, gelangen aber noch nicht bis zum spätern Marklager der einzelnen Lamellen. Am 15. e-Tag dringen einzelne Myelinfasern bis in die 2. Hälfte der beiden untern Lamellen des Lob. anterior ein. In der obern Lamelle sind sie noch etwas weiter zurück geblieben. Auch in der Uvula und der Pyramide reichen die Markscheiden aus dem Kleinhirnkörper kurz

in diese Lamellen hinein, währenddem in den Lamellen des Lobus medius nur an der Basis wenige Markscheiden gebildet sind. Am 17. e-Tag finden wir die ersten Markscheiden im Lager der Lingula und des Nodulus, wo sie knapp über deren Basis hinausreichen. Im Lob.anterior sind die Markfasern am Ende des Marklagers angelangt. Seitliche Abzweigungen in die Körnerschicht fehlen aber noch. Auch in der Uvula und der Pyramide ist die Entwicklung stark vorwärts geschritten, sodass nun die längsten Markfasern wenigstens in der Uvula in peripherer Richtung die Körnerschicht fast erreichen. In der Pyramide kommen die Markscheiden ungefähr bis zur Hälfte an die Körnerschicht heran. Einen ähnlichen Entwicklungsstand finden wir auch im Lob. medius, nur dass dort die Markscheidenbildung noch etwas weiter zurück ist als in der Pyramide. Am 19. e-Tag ist die Körnerschicht im Lob. anterior von einzelnen Markfasern durchzogen. Wir finden sie auch in der Lingula, dem Nodulus und der Uvula. In der Pyramide und den Lamellen des Lob. medius sind sie sehr viel spärlicher anzutreffen. Dieser Rückstand im Lob. medius tritt am Schlüpftag noch deutlicher in Erscheinung. In seinen Falten ist nur wenig Myelin vorhanden, währenddem die beiden andern Lobi bereits ein reiches Markfasernetz bekommen haben. Erst am 20. pe-Tag scheint in der Rinde der 3 Kleinhirn-Lobi ein gleichartiger Myelinisationsgrad erreicht zu sein.

Im Kleinhirn des Stars verläuft der Myelinisationsprozess ganz ähnlich wie beim Huhn. Auch beim Star werden Marklager und Rinde im Lobus medius 2 Tage später myelinisiert als im vordern und hintern Lappen. Dagegen ist der zeitliche Verlauf der Markscheidenbildung etwas verschieden. Beim Star erscheinen die ersten Markscheiden erst am 17. E-Tag im Innern des Kleinhirnkörpers. Da sie um diese Zeit schon recht zahlreich gebildet sind, darf angenommen werden, die ersten unter ihnen seien zwischen dem 3. und 5. pe-Tag gebildet worden. Sie ziehen kurz ins Marklager des Lob. anterior, im Lob. med. und posterior fehlen sie noch. Bei der spätern Entwicklung bleibt der Lob. medius wie beim Huhn gegenüber den beiden andern Lobi um 2 Tage im Rückstand. Aber bereits 14 Tage später, am 19. pe-Tag scheint er aufgeholt zu sein. Um die Ausflugszeit des Stars (19.—21. pe-Tag) ist im Kleinhirn des Stars ungefähr derselbe Entwicklungszustand erreicht wie beim Huhn zwischen dem 10. und 20. pe-Tag. Der Myelinisa-

tionsprozess verläuft demnach im Kleinhirn des Stars, nach einem durchschnittlichen Anfangsrückstand von 2 Tagen, schneller als beim Huhn. Auf diesen beschleunigten Differenzierungsprozess werden wir später bei der Besprechung unserer Untersuchungsergebnisse zurückkommen.

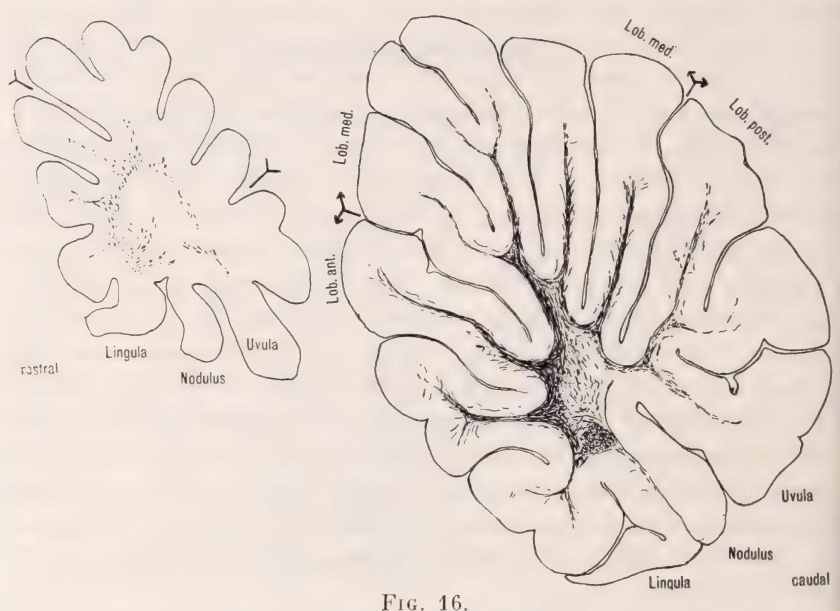


Fig. 16.
Star am 4. pe-Tag, am 9. pe-Tag.
Sagittalschnitte Kleinhirn. Vergr. 1 : 24.

C. MITTELHIRN

Als Vergleichsbasis der Myelinisation im Mittelhirn von Huhn und Star wählten wir wiederum einige wichtige, leicht identifizierbare Faserzüge und Kerngebiete. Als topographische Grundlagen dienten uns die Arbeiten von Kappers (1921), Groebbels (1924), Huber und Crosby (1929).

In Uebereinstimmung mit der ausgesprochen optischen Orientierungsweise der Vögel und der damit verbundenen starken Ausbildung des Augenbulbus haben auch die Corpora bigemina als optische Zentren eine relativ grosse Ausdehnung erfahren. Sie werden vom Klein- und Vorderhirn weit seitlich nach unten und vorn gedrängt, sodass sie beim Huhn eine laterale, beim Star sogar eine ventro-laterale

Lage einnehmen. Eine dünne Lamelle verbindet die beiden Sehhügel miteinander. Der Ventrikel des Tectum opticum wird durch die starke Ausdehnung des ventro-medial von ihm liegenden Nucl. mesencephalicus lateralis zu einem schmalen Schlitze eingeengt, sodass die Ventrikelinnenwände sich fast berühren. Das starke Marklager und, weiter rostral, der Ventrikel trennen das Tectum vom Subtectum. Im Tectum können verschiedene Zellschichten unterschieden werden, die napfförmig übereinander liegen und mit zellarmen Schichten abwechseln. Auf der Höhe der hintern Kommissur und weiter vorn, wo die Ventrikel der Corp. big. mit dem Aquaeduct verschmelzen, treffen wir auf Frontalschnitten über dem Aquaeduct die nebeneinander liegenden grossen Zellen des lateralen Teils der mesenc. Trigeminuswurzel, die sich über dem Ventrikel bis weit ins Tectum hinein fortsetzen. Ihre Markscheidenentwicklung wurde bereits weiter oben im Zusammenhang mit dem Trigeminus beschrieben.

Im Subtectum finden wir als stark massierten Zellkomplex den Nucl. isthmo-opticus, den Nucl. isthmi pars principalis, den Nucl. mesenc. lateralis pars dorsalis und den Nucl. semilunaris.

1. Subtectum.

Unter dem Ventrikel finden wir als grössten Kern des Subtectum den Nucl. mesencephalicus lateralis pars dorsalis. Er wächst im Verlauf der Hirnentwicklung gegen den Ventrikel, an den er oben eng anzuliegen kommt. Dieser ovale Kern ist auf den nach Weigert hergestellten Schnitten etwas dunkler gefärbt als die ihn umgebende Kernkapsel. Mit ihr zusammen nimmt er im medialen Teil des Subtectum fast den ganzen Raum unterhalb des Ventrikels ein und dehnt sich nach vorn ziemlich weit aus. Der Nucl. isthmi pars principalis, ein fast ebenso ausgedehntes Kerngebilde, liegt ventral, leicht ventro-medial vom Nucl. mesenc. lat. und nimmt den grössten Teil des hintern Subtectum ein. Er grenzt dort an das Marklager des Tectum, das ihn nach aussen abschliesst und gliedert sich in einen äussern grosszelligen (magnocellularis) und einen innern kleinzelligen (parvocellularis) Abschnitt. Der grosszellige Teil liegt dem kleinzelligen kappenförmig als schmale Lamelle auf und grenzt ihn gegen das Tectum hin ab. Unten und oben erfährt er eine Verdickung, sodass er besonders auf Sagittalschnitten als hantelförmiges Gebilde zur Darstellung gelangt. Der grosszellige Kern reicht caudal einwärts bis ans Ende des Mittelhirns und grenzt auf der Höhe des Trochlearis an die Oblongata. Der Isthmuskern erfährt nach Huber und Crosby (1929) mit seinem grosszelligen und kleinzelligen Anteil bei den von ihnen untersuchten Vögeln überall eine ähnliche Ausbildung. Beim Star scheint er etwas weiter caudo-ventral- sowohl als rostralwärts verlagert als beim Huhn. In seinem mehr caudo-ventralen Bereich grenzt er gegen die Hirnmitte zu an den Nucl. semilunaris. Da dieser letztere mit dem Nucl. isthmi pars principalis in sehr enger Verbindung steht,

glauben HUBER UND CROSBY (1929), ihn als integrierenden Teil dieses Kerns bezeichnen zu dürfen. — Der Nucl. lemnisci lateralis (Nucl. semilunaris lat. nach KAPPERS) dehnt sich dorsalwärts in seinem vordern Teil in das subtectale Gebiet aus, wo er ventro-medial vom Nucl. semilunaris und medial vom Nucl. isthmi pars principalis parvocellularis zu liegen kommt. Weiter caudal wird er etwas grösser und verschwindet

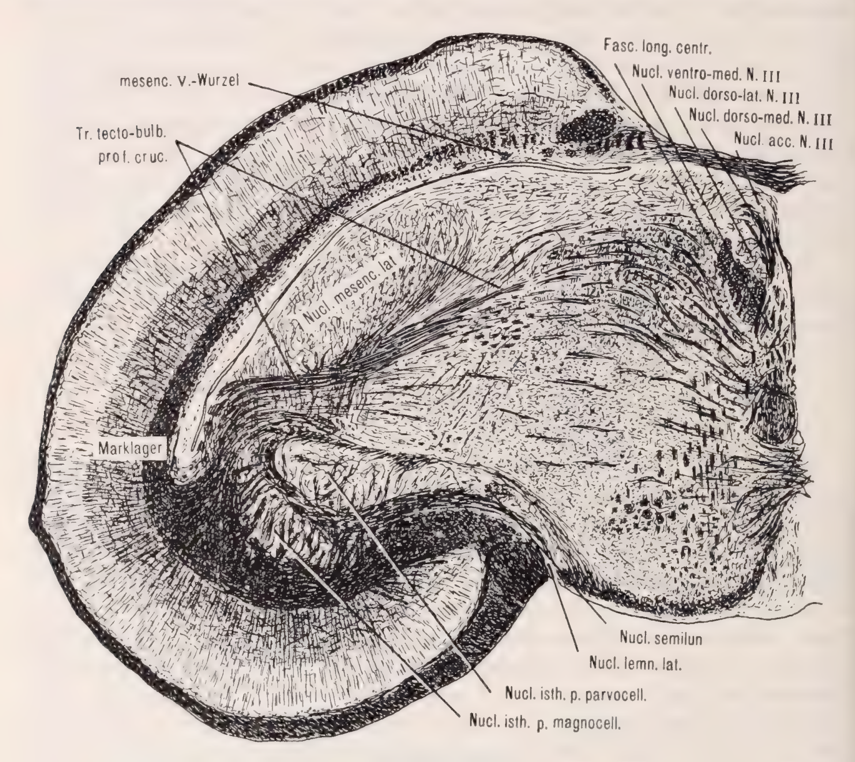


FIG. 17.

Huhn am 100. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe des Oculomotorius. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 13.

mit dem Nucl. semilunaris auf der Ebene des Trochlearis. — Der Nucl. isthmo-opticus liegt im dorso-medialen Teil der Corp. bigemina und grenzt median an den austretenden IV. Hirnnerven.

Im Subtectum erscheinen die ersten Markfasern im Tr. tecto-bulbaris superficialis incruciatus und profundus cruciatus und im Tr. tecto-bulbaris beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star 2 Entwicklungstage später, am 5. pe-Tag. Im Tr. tecto-bulb. sup. incruc. treten sie von unten in den Nucl. isthm. ein und durchsetzen sein

ganzes Kerngebiet. Die meisten sind peripheriewärts gerichtet und werden von nur ganz wenigen, quer zu ihnen gestellten Markfasern gekreuzt. Es sind Elemente, die später die beiden Kerngebiete des Nucl. isthm. trennen. Nach Groebbels (1924, Abb. 5) sind es Fasern des Tr. tecto-cerebellaris. Sie liessen sich aber nicht einwandfrei als solche identifizieren. Andere Markfasern im Gebiete des Isthmuskerns scheinen aus dem Nucl. lemnisci zu stammen. Andere markhaltige Fasern ziehen in dorso-rostraler Richtung weiter zum Nucl. mesenc. lat. Sie kreuzen sich (laterale Schleife) in der Raphe. In Raphennähe erscheinen die ersten Markfasern der lat. Schleife beim Star bereits 2 Tage früher, erreichen aber den Nucl. isthm. noch nicht. Am 5. pe-Tag ziehen sie nicht wie beim Huhn durch den Nucl. lemn. hindurch, sondern biegen dorso-lateral davon gegen den Nucl. isthm. pars princ. und verlaufen von dort weiter rostralwärts zum Nucl. mesenc. lat., wo sie kurz vor ihm enden. Markfasern, die vom Ventrikelende schräg ventro-medialwärts verlaufen und wahrscheinlich dem Tr. tecto-bulbaris angehören, erhalten die ersten Markscheiden beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star am 17. E-Tag. Sie zeichnen sich durch ziemlich starkes Kaliber aus. Der Nucl. isthmi pars principalis ist im gross- und kleinzelligen Anteil beim Huhn am 15. e-Tag von Markfasern durchsetzt, beim Star aber erst am 19. E-Tag. Der zeitliche Unterschied in der Entwicklung beträgt 4 Tage. — Im Tr. tecto-bulbaris profundus cruciatus erscheinen die ersten Markscheiden am 15. e-Tag und gelangen von der Raphe bis zum untern Ventrikelende. Dasselbe Ergebnis stellen wir beim Star am 17. E-Tag fest. Einige dieser Fasern verlieren sich beim Star im Nucl. mesencephalicus lat., währenddem beim Huhn am 17. e-Tag dieses Kerngebiet noch markfrei ist. Erst am 19. e-Tag finden wir dort wenig Myelin. Am 17. e-Tag (Huhn) und am 17. E-Tag (Star) wird der Kern von sekundären Markfasern des Octavus-Systems erreicht, die an der Kernbasis fächerartig zusammenlaufen. Zwei Tage später finden wir sie überall im Kerninnern der beiden Vögel. Die zeitliche Uebereinstimmung in der Bildung der ersten Markfasern des Octavus wurde bereits früher in der Oblongata festgestellt. Am 19. e-Tag zeigen sich im Nucl. isthmo-opticus des Huhns die ersten Markscheiden. Beim Star erscheinen sie am 21. E-Tag. Bei beiden sind sie 2 Tage später ziemlich zahlreich im Kerninnern vorhanden. Der Kern wird von ihnen umsponnen und eingekapselt. Wenn

wir den ganzen Verlauf des Myelinisationsprozesses im Subtectum kurz zusammenfassen, ergibt sich ein zeitlicher Rückstand in der Bildung der ersten Markscheiden von 2—4 Tagen beim Star gegenüber dem Huhn. Eine Ausnahme machen die sekundären Fasern des Octavus.

2. Tectum.

Das Tectum wird aussen von einer dünnen bis mittelstarken Faserschicht des Tr. opticus marginalis allseitig eingehüllt. Nach innen folgen sich die verschieden breiten Schichten der horizontalen und der vertikalen Schaltzellen und schliesslich zu innerst die Hauptzellen. Sie alle sind gegenseitig durch zellarme Schichten gut abgegrenzt. Auf die Differenzierung innerhalb dieser Zellschichten kann hier nicht eingetreten werden. — In die Hauptzellschicht strömen die aus dem dichten Marklager des Tectum radiär gerichteten Myelinfasern. — Das Marklager, das dem Ventrikel und im caudo-ventralen Bereich dem Nucl. isthmi pars principalis kappenförmig aufliegt, wird nach innen zu immer dichter. Die parallel zur Oberfläche verlaufenden Fasern nehmen zahlenmässig von innen nach aussen ständig ab.

Am 15. e-Tag finden wir beim Huhn, am 7. pe-Tag (19. E-Tag) beim Star im caudalen Teil des Tectum einige wenige markhaltige Fasern, die seitlich ausserhalb des Nucl. isthmi pars principalis magnocellularis parallel zu ihm verlaufen. Zwei Tage später ist beim Huhn die innere Schicht des Marklagers auf seiner ganzen Ausdehnung reichlich mit meist nach aussen verlaufenden Myelinfasern durchsetzt. Sie sind dorsal und ventro-dorsal etwas gehäuft und erreichen dort das Ende der innern Markschicht. Dorsalwärts über dem Ventrikel nimmt ihre Zahl immer mehr ab, um über der rostralen Ventrikelhälfte überhaupt fast zu fehlen. Wir treffen dort die ersten Fasern der mesencephalischen Trigeminuswurzel, die ganz kurz vom Aquaeduct ins Tectum hineinreichen. Beim Star finden wir vorerst nur wenige Markfasern, am seitlichen Ende des Ventrikels, wo sie später aufwärts um ihn herumbiegen. Erst am 11. pe-Tag ist das Marklager von Myelinfasern durchsetzt, ähnlich wie beim Huhn am 17. e-Tag. Die anfängliche Myelinisation scheint demnach vorerst eher langsamer als beim Huhn zu verlaufen. Auf frontalen Schnittebenen, die das caudale Ende des Ventrikels gerade noch treffen, verfolgen wir nun die Entwicklung der Markscheiden in diesem dorsalen Tectumanteil, bis das Netz der Mark-

fasern sich an die Peripherie des Tectum ausgebildet hat. Dieser Tectumteil ist verhältnismässig markarm und eignet sich deshalb gut für die weitere Beobachtung des Myelinisationsprozesses. Am 21. e-Tag (Schlüpftag) erreichen beim Huhn, die vom Marklager ausstrahlenden Myelinfasern bis an die Hauptzellschicht heran, wenige verlieren sich bereits zwischen ihren Zellen, einzelne erreichen das periphere Ende dieser Zellschicht. Beim Star ist dieses Entwicklungsstadium zwischen dem 13. und 14. pe-Tag annähernd erreicht. Am 3. pe-Tag erscheinen beim Huhn in der Hauptzellschicht die ersten parallel zur Tectumoberfläche verlaufenden Markfasern. Einige der vom Marklager peripheriewärts verlaufenden Markscheiden gelangen bis in die zellarme Zwischenschicht. In den folgenden Entwicklungstagen hält die starke Vermehrung der Markfasern im Tectum an, doch dringen die einzelnen Elemente nur recht langsam peripheriewärts vor. Am 5. pe-Tag gelangen sie bis an die Schicht der vertikalen Schaltzellen heran. Vom Tr. opticus marginalis, der nun auch von unten her an dieser Tectumstelle markhaltige Fasern bekommen hat, lösen sich einige von ihnen von der Oberfläche und stossen ins Innere des Tectum vor. Sie verlieren sich zwischen den Schaltzellen der horizontalen Zellschicht. Damit verbleibt nur noch eine schmale äussere Tectumschicht markfrei, aber schon kurz nachher dürften die von innen und aussen gegeneinander vordringenden Markfasern miteinander in Berührung kommen, denn bereits am 10. pe-Tag finden wir im Tectum ein zusammenhängendes, allerdings noch nicht sehr dichtes Fasernetz vor. Am wenigsten Myelinfasern finden sich in der zellarmen Schicht zwischen den beiden Schaltzellamellen, wo die Myelinisation zuletzt begann. Denselben Myelinisationsverlauf stellen wir auch beim Star fest, bei dem ein feines aber lückenloses Netz bis zum 21. pe-Tag im Tectum gebildet ist, also wiederum ungefähr 5 Entwicklungstage später als beim Huhn.

Der Opticus erhält seine ersten Markscheiden im Chiasma, beim Huhn am 15. e-Tag, beim Star am 8. pe-Tag. Von dieser Kreuzungsstelle entwickeln sich die Markscheiden augen- und tectumwärts. Beim Star ist am 13. pe-Tag, beim Huhn am 19. e-Tag der untere Drittel der Corpora bigemina mit Markscheiden des Tr. opt. marginalis umsponnen. 5 Tage später sind bei Huhn und Star überall im Gebiet des Tr. opt. marginalis Markfasern anzutreffen.

Die Markscheidenbildung im Tectum schliesst sich unmittelbar an das Auftreten der ersten Markscheiden im Subtectum an, wobei der Star 4—5 Entwicklungstage im Rückstande bleibt. Die ersten Markscheiden erscheinen im ventro-medialen Tectumteil. Vom Beginn der Markscheidenbildung bis zur Durchdringung aller Zellschichten im Tectum benötigen der Star (7. pe-Tag bis 21. pe-Tag) und das Huhn (15. e-Tag bis 10. (7.—9.) pe-Tag) rund 2 Wochen.

3. Commissura intertectalis.

Groebbels (1924) unterscheidet eine Commissura intertectalis im engern Sinne und eine Commissura Ggl. mesencephali lateralis. Beide kreuzen im Dach über dem Aquaeduct, wobei die Com. intertect. beidseitig ins Marklager des Tectum führt, die Com. Ggl. mesenc. lat. aber die beiden entsprechenden Ganglien miteinander in Verbindung bringt. Im Velum über dem Aquaeduct dürfte es kaum möglich sein, die Zugehörigkeit der Markfasern zu diesen beiden Kommissuren zu bestimmen.

Am 17. e-Tag beim Huhn und am 7. pe-Tag beim Star ziehen einige Markfasern dieser Kommissur von der Dachkreuzung gegen das Tectum hin. Sie sind noch sehr fein. Da sie im Bereiche der mesenc. Trigeminuswurzel liegen, ist ein Auseinanderhalten nicht immer leicht. Zwei Tage später ist die Markbildung in der Kommissur schon ziemlich weit fortgeschritten. Die noch immer sehr feinen Markfasern lassen sich von der Kreuzungsstelle einerseits ins Gebiet des Tectum, anderseits zum Nucl. mesenc. lateralis gut verfolgen.

D. ZWISCHENHIRN

Je nach der Lage der von uns untersuchten Faserbündel oder der Kerne besprechen wir den Myelinisationsverlauf im Zwischenhirn in der Reihenfolge Epithalamus, Thalamus, Hypothalamus und praetectale Gruppe. In einem besondern Abschnitt verfolgen wir die Markscheidenbildung in der hintern Kommissur. Wir halten uns dabei im Grossen und Ganzen an die von Huber und Crosby (1929) aufgestellte Liste über Zellkerne und zugehörige Faserverbindungen im Zwischenhirn.

1. Epithalamus.

Tr. habenulo-peduncularis.

Dieses Faserbündel entspringt dem Nucl. habenularis, der von Groebbels (1924) wie auch von Huber und Crosby (1929) in einen mittleren und einen seitlichen Abschnitt unterteilt wird. Der Tr. habenulo-peduncularis kommt auf Frontalschnitten besonders gut zur Darstellung. Er zerfällt in zwei Teilbündel, sodass wir nach Huber und Crosby (1929) einen Tr. hab. ped. pars lateralis und einen Tr. hab. ped. pars medialis unterscheiden können. Das laterale Bündel stammt aus dem seitlichen Kernteil. Nach verschiedenen Autoren (Huber und Crosby 1929) soll es aus myelinisierten und unmyelinisierten Axonen des medialen Kerns zusammengesetzt sein. Es scheint, dass zudem Markfasern aus dem mittleren Habenularkern bei Huhn und Star sich diesem seitlichen Faserbündel anschliessen.

Beim Huhn finden wir den seitlichen Teil dieses Bündels ungefähr denselben Verlauf nehmen, wie er von Huber und Crosby (1929) für die Taube beschrieben wurde. In einem nach unten gerichteten Bogen erreicht er die dorsale Oberfläche des Nucl. rotundus. Einige seiner Fasern dringen in den runden Kern ein, andere sollen sich ins Tectum begeben. Der Hauptteil aber verläuft seitlich des Nucl. rotundus ventralwärts. Das laterale Habenularbündel liegt beim Star etwas näher der obern Peripherie des Zwischenhirns als beim Huhn.

Der mittlere Teil des Tr. hab. ped. verlässt den mittleren Habenularkern auf dessen ventraler Seite und verläuft von da zum Nucl. rotundus. Seine seitlichsten Fasern ziehen zuerst parallel mit dem lateralen Faserbündel. Die mittleren Markfasern, welche direkt zum Nucl. rotundus hinabstreben, sind beim Huhn viel besser ausgeprägt als beim Star. Beim Star sind sie besonders auf frühen Entwicklungsstadien kaum eindeutig zu erkennen, weshalb wir es unterlassen, auch bei ihnen die Markscheidenbildung zu verfolgen.

Taenia thalami.

Nach Edinger-Wallenberg-Holmes (zit. von Groebbels 1924) handelt es sich bei ihr um den Tr. cortico-habenularis und den Tr. olfacto-habenularis. Dieses feine Faserbündel kann auf Sagittalschnitten aus der Gegend des Ganglion habenulare im dorsalen und vorderen Teil des Zwischenhirns bis auf die Höhe des in das Vorderhirn eintretenden Brachium verfolgt werden. Nach der Beschreibung von Huber und Crosby (1929) dürfte es sich dabei zum grössten Teil um Fasern des Tr. archistriaticus habenularis und praecommissuralis handeln.

Beim Huhn finden wir die ersten Markscheiden im Gebiet des Tr. habenulo-peduncularis pars lat. am 21. e-Tag und zwar reichen sie auf dieser Entwicklungsstufe vom Innern des lateralen Kerns

bereits auf die Dorsalseite des Nucl. rotundus hinab. Die Entwicklung ist beim Star nur unwesentlich d. h. maximal 1—2 Tage im Rückstand. Am 21. E-Tag gelangen seine Myelinfasern ventralwärts knapp über den Nucl. hab. ped. hinaus und 2 Tage später, vielleicht schon früher, sind auch sie bis zum Nucl. rotundus zu verfolgen. Zwei Tage später ist der ganze Kern von einem reichen Markfasernetz durchsponnen. Wohl die meisten Myelinfasern dieses Bündels verlaufen seitlich des Nucl. rotundus ventralwärts. Andere verlieren sich in diesem mächtigen Kern.

Ganz ähnlich verhält sich der Myelinisationsprozess auch in der Taenia thalami. Dort erscheinen beim Star die ersten Markscheiden am 21. E-Tag. Sie gelangen bis auf die Höhe der vordern Kommissur. Beim Huhn, wo wir sie ebenfalls am 21. E-Tag zum ersten Mal antreffen, sind sie etwas weiter ventralwärts ausgebildet. Zwischen Hirnbasis und der quer getroffenen Com. anterior verteilen sie sich fächerförmig. Auch die zahlenmässige Entwicklung weist keine merkenswerten Unterschiede auf. Auszählungen der vorhandenen Markscheiden auf verschiedenen Schnitten lassen uns vermuten, dass am 25. E-Tag bei Huhn und Star bereits die Hälfte der im Adultvogel angetroffenen Markscheiden, wenn auch noch nicht in endgültiger Dicke, gebildet sind.

2. Thalamus.

Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris und Tr. quinto-frontalis.

Der Tr. strio-tegm. et cerebellaris erhält nach Huber und Crosby (1929) seine meisten Fasern aus dem Paläostriatum augmentatum und primitivum. Eine kleinere Zahl kommt ihm aus dem Ectostriatum und der Lamina medullaris dorsalis zu. Die beiden kaum voneinander zu trennenden Faserzüge geraten auf ihrem ventro-caudalen Verlauf in enge Berühung mit dem Tr. quinto-frontalis. Als gemeinsames Bündel ziehen sie im Diencephalon nach hinten. Der Tr. quinto-frontalis liegt am tiefsten. Dorsal werden sie vom Tr. occipito-mesenc. begrenzt. Der Tr. quinto-front. konnte bis auf die Höhe des Nucl. IV verfolgt werden. Andere Fasern wenden sich zum Kleinhirn (Tr. strio-cereb.). Der Bildungsprozess der Markscheiden wird in diesem Abschnitt nur auf dem Gebiete des Zwischenhirns verfolgt. Ihr Vorderhirnanteil soll bei der Besprechung des Basalganglion Berücksichtigung finden.

Das Bündel der 3 Faserzüge erscheint auf Sagittalschnitten, nachdem es von vorn in das Zwischenhirn eingetreten ist, (caudal der vordern Kommissur bis über dem Chiasma der optischen Bahnen) als

sehr breites Band. Diese Stelle eignet sich für die Verfolgung der Markscheidenbildung besonders gut.

Als erstes Faserbündel im Thalamus erhält der Tr. strio-tegment. et cerebellaris beim Huhn am 14. e-Tag und beim Star am 17. E-Tag Markscheiden. Am 15. e-Tag beim Huhn und am 19. E-Tag beim Star sind sie auf der Höhe der hintern Kommissur,

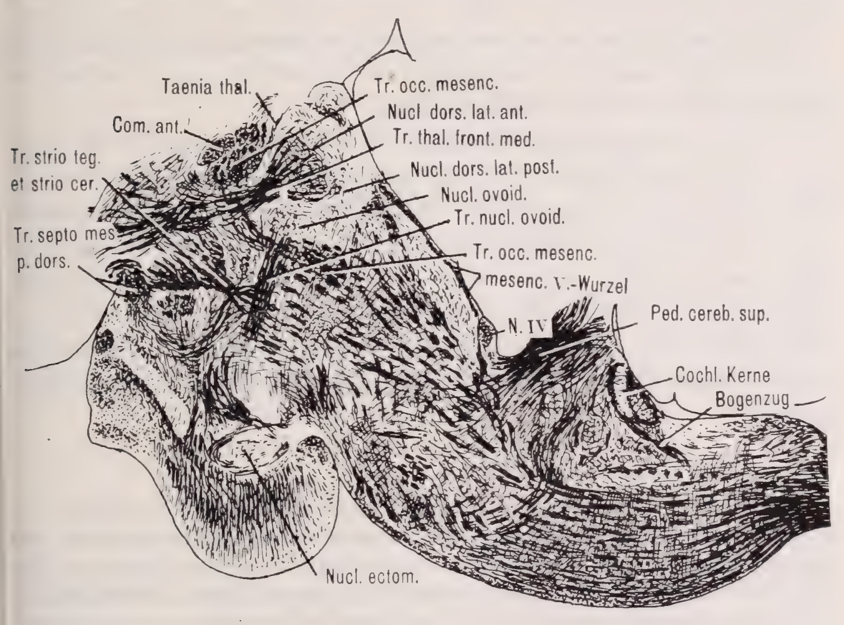


Fig. 18.
Star ad., Sagittalschnitt. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

wo sie vom Zwischenhirn zum Vorderhirn gelangen, ziemlich zahlreich. Caudalwärts nehmen sie stetig ab. Unterhalb des Nucl. ovoidalis, wo sie sich in leichtem Bogen nach oben in der Richtung gegen das Kleinhirn wenden, verschwinden sie. Beim Star reichen sie etwas weiter nach hinten, sind aber auch bei ihm erst 2 Tage später bis in den vordern Kleinhirnschenkel entwickelt.

Der Rückstand beim Star von 3—4 Tagen wird auch in den darauffolgenden paar Tagen nicht verringert. Am 19. e-Tag finden wir beim Huhn die myelinisierten Elemente in einzelne Bündel zusammengeschlossen, was beim Star erst am 23. E-Tag der Fall ist. Nach diesem Zeitpunkt lassen sich Entwicklungsunterschiede kaum mehr feststellen.

Tr. occipito-mesencephalicus.

Seine Fasern entspringen dem Archistriatum und dem Neostriatum caudale. Einige von ihnen kreuzen in der vordern Kommissur. Andere biegen medianwärts gegen das Brachium hin um, von wo sie in caudaler Richtung weiter ziehen. Das Bündel verläuft medial und ventral des Nucl. ovoidalis und wendet sich dann etwas seitwärts. Es tritt mit dem medialen Teil des Nucl. spiriformis in Berührung.

Wir beschränken uns hier auf die Verfolgung der Myelinisation von der Stelle seines Uebertritts vom Vorderhirn ins Zwischenhirn bis auf die Höhe des Nucl. spiriformis.

Im Tr. occipito-mesencephalicus erscheinen beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag unterhalb des Nucl. ovoidalis die ersten schwach gefärbten Markscheiden. Beim Huhn lassen sie sich auf diesem Entwicklungsstadium nach vorn bis auf die Höhe der vordern Kommissur und nach hinten bis zum Nucl. spiriformis verfolgen. Beim Star beschränken sie sich noch auf den kurzen Bereich unterhalb des Nucl. ovoidalis. Am 19. e-Tag sind sie beim Huhn auf der ganzen Länge des Zwischenhirns anzutreffen.

Tr. thalamo-frontalis medialis.

Dieses Faserbündel nimmt einen beträchtlichen Anteil am Brachium. Im Diencephalon steht es mit dem Nucl. dorso-lateralis posterior und anterior und dem Nucl. ovoidalis in Verbindung. Seine Fasern ziehen von diesen Kernen lateral- und ventro-lateralwärts zum Vorderhirn. Sie verbinden die oben genannten Kerne mit dem Neostriatum intermediale und caudale, ferner mit dem periventrikulären Grau, das unter dem Neostriatum liegt. Auch das Paläostriatum sendet Fasern zu ihm. Ausserdem bestehen Verbindungen mit dem Hyperstriatum. Die Entwicklung der Markscheiden soll vom Brachium weg bis zum Nucl. dorsolateralis und Nucl. ovoidalis verfolgt werden.

Im Tr. thalamo-frontalis medialis nimmt die Markscheidenbildung einen ähnlichen Verlauf wie im Tr. occ. mesenc. Zur selben Zeit erscheinen bei Huhn (17. e-Tag) und Star (9. pe-Tag) die ersten Markscheiden. In diesen beiden Fasersystemen ist der Star um 4 Entwicklungstage im Rückstand. Es sind feine Fasern, die sich vom Brachium kurz dorsalwärts wenden und das ventrale Ende des Nucl. dorso-lateralis erreichen (es ist möglich, dass die Myelinisation in umgekehrter Richtung verläuft). Am 21. e-Tag zieht beim Huhn, am 13. pe-Tag beim Star, der Tr. thal. front.

med. als dünnes Bündel in den untern Viertel des Nucl. dorsolateralis bis auf die Höhe des Nucl. ovoidalis. Nach 2 Tagen (Huhn) bzw. 4 Tagen (Star) finden wir sie im ganzen Kerngebiet. Die Markfasern sind nun zu kleinen Bündeln geordnet.

Tr. thalamo-frontalis lateralis.

Er bildet den lateralsten Strang des Brachium. Seine Fasern stammen zum grössten Teil aus dem Nucl. rotundus. Sie sammeln sich an seinem rostraleren Ende um dorsal- und lateralwärts zum Vorderhirn zu ziehen.

Auch im Tr. thalamo-frontalis lateralis werden beim Huhn am 17. e-Tag die ersten Fasern markhaltig, beim Star erst am 23. E-Tag. Die Myelinisation ist bei ihm an diesem Tag etwas weiter fortgeschritten als beim Huhn, sodass sich ein zeitlicher Unterschied von rund 5 Tagen ergibt. Die ersten Markfasern stammen aus dem Brachium und gelangen an das vordere Ende des Nucl. rotundus. Am Kern verteilen sich diese Fasern und dringen zwischen seine Zellen ein, wo die ersten 2 Tage später ebenfalls myelinisiert sind. 4 Tage nach dem Erscheinen der ersten Myelinfasern im Tr. thal. front. lat. ist beim Huhn und 6 Tage nachher beim Star dieser Kern von einem dichten Netz durchsetzt.

Tr. nuclei ovoidalis (Craigie 1928).

Beim Nucl. ovoidalis handelt es sich um einen ovalen, ziemlich grossen Kern, der sich durch seine Färbung auch auf Markscheiden-Präparaten deutlich gegen die Umgebung abhebt. Er liegt beim Huhn (nach Huber und Crosby auch bei der Taube) ziemlich nahe der Mediane. Beim Sperling und auch beim Star befindet er sich etwas weiter seitlich. Er grenzt lateralwärts an den Nucl. rotundus und gegen die Mitte hin an den Nucl. internus. Vom Nucl. ovoidalis zieht ein starkes Faserbündel (Tr. nuclei ovoidalis) hinab zum Nucl. ectomamillaris.

Im Tr. nuclei ovoidalis erscheinen die ersten Markscheiden beim Huhn am 19. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag, was für ihn einen Rückstand von nur 2 Tagen bedeutet im Gegensatz zu den oben beschriebenen Fasersystemen. Schon am 1. Tag lassen sich Markfasern vom Nucl. ovoidalis bis zum Nucl. ectomamillaris verfolgen. Im Kern selbst finden wir 4 Tage später ebenfalls die ersten Myelinelemente.

Der Tr. nuclei-ovoidalis zeichnet sich von den beiden andern untersuchten Bündeln des Zwischenhirns durch den kleinsten zeitlichen Unterschied im Erscheinen der ersten Markscheiden aus.

Der Rückstand beträgt beim Star nur 2 Tage, währenddem er beim Tr. strio-tegm. 3—4, beim Tr. occ. mesenc. 4 und beim Tr. thalamo-front. med. sogar 6 Tage beträgt. Dieser Unterschied steht vielleicht im Zusammenhang mit dem auf das Zwischenhirn sich beschränkenden Verlaufe des Tr. nucl. ovoid. Die erwähnten 3 andern Bündel dagegen verbinden in ihrem Längsverlaufe verschiedene Hirnteile miteinander.

3. Hypothalamus.

Decussatio supra-optica.

Huber und Crosby (1929) unterscheiden ein ventrales und ein dorsales System. Die Fasern des dorsalen Systems kreuzen zwischen dem Chiasma opt. und dem III. Ventrikel. An der Kreuzungsstelle bildet es einen sehr kompakten Strang, der sich kurz seitwärts davon in verschiedene kleinere Bündel aufsplittert. Die Mehrzahl der Fasern wendet sich dorso-lateralwärts und z. T. medialwärts zum Brachium und verliert sich dort. Die Fasern des ventralen Systems der Dec. supra-optica wenden sich direkt seitwärts zum Nucl. tecto-thalamici cruciati, der zum lateralen Geniculatum gehört. Fasern dieses Kerns der Dec. supra-optica verlaufen zum Tectum.

In diesem Fasersystem finden wir beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 9. pe-Tag, also 4 Tage später, die ersten Markscheiden und zwar sowohl im ventralen als auch im dorsalen Bereich. Die Markbildung scheint an der Kreuzungsstelle (Mediane) zu beginnen, dort finden wir die meisten Myelinfasern. Im darunter liegenden optischen Schaltstück fehlen sie noch vollständig, sodass sich das ventrale Bündel gut von der markfreien Umgebung abhebt. Einige der Markfasern verlaufen bis zum Ectomamillare. Die Markfasern des dorsalen Bündels verlieren sich dorsal des Geniculatum laterale.

Am 19. e-Tag beim Huhn und am 11. pe-Tag beim Star zieht die Decussatio supra-optica dorsalis pars lateralis als ziemlich breites Band bis zu den quer getroffenen Markfasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris. Die Markfasern des ventralen Systems gelangen nun über das Geniculatum laterale hinaus und wenden sich dem Tectum zu.

Decussatio tr. infundibuli.

Die Markfasern dieses Systems kreuzen sich in der Mittellinie über dem Ventrikelstück des Nucl. mamillaris. Hufeisenförmig gebogen führen

seine beiden Schenkel nach oben. An ihrer Kreuzungsstelle soll die Entwicklung der Markscheiden verfolgt werden.

In der Dec. tr. infundibuli sind die ersten Markscheiden beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 7. pe-Tag (2 Tage Rückstand) gebildet. Sie verlaufen von der Kreuzungsstelle bis hinauf ins Gebiet der Substantia reticularis. Die oberhalb der Kreuzungsstelle liegenden Schenkel bekommen anscheinend früher Markfasern als die nach unten verlaufenden Faserstränge. Am zahlreichsten sind sie anfänglich an der Kreuzungsstelle, wo der Myelinisationsprozess in diesem Fasersystem beginnen dürfte.

4. Praetectale Gruppe.

Tr. praetectalis-subpraetectalis, *Nucl. praetectalis*, *Nucl. subpraetectalis*, *Nucl. spiriformis.*

Der Nucl. praetect. liegt dorsal des Nucl. spiriformis und grenzt unmittelbar an das mediale Tectum. Nach unten steht er mit dem Nucl. subpraetectalis durch den Tr. hypothalamicus posterior (Groebbels 1924) in Verbindung. Der letztgenannte Kern grenzt nach oben an den Nucl. spiriformis und nach unten an das obere Ende des Nucl. externus.

Der Nucl. spiriformis wird von verschiedenen Autoren in eine mediale und eine laterale Zellgruppe unterteilt.

Der Tr. praetectalis-subpraetectalis verbindet die verschiedenen Kerne untereinander. Als markantes Faserband zieht er von oben nach unten. Auch Faserelemente aus der hintern Kommissur dürften zu den einzelnen Kernen gelangen.

Beim Huhn erscheinen die ersten Markfasern am 17. e-Tag, beim Star am 7. pe-Tag (2 Tage Rückstand). Zu diesem Zeitpunkt ist die Myelinisation beim Huhn etwas weiter fortgeschritten als beim Star. Beim Huhn sind besonders im mittleren und unteren Teil des Nucl. praetectalis schon ziemlich viele Markscheiden vorhanden, währenddem sie beim Star dort noch fehlen. Bei Star und Huhn verlaufen Markfasern aus der hintern Kommissur lateral oder medial am Rande dieses Kerns entlang abwärts um an seinem untern Ende zwischen die Zellen des Nucl. spiriformis zu gelangen. Auch in diesem Kern finden wir schon recht viele, kurz angeschnittene Markfasern. Von ihm zieht eine grosse Zahl Markfasern, auf Frontalschnitten breit verteilt, des Tr. praetectalis subpraetect. ventralwärts zum Nucl. subpraetect. Vom Nucl.

spiriformis verlaufen Markfasern direkt in den unter ihm liegenden Nucl. externus. Sie legen sich an seinen Rand und beginnen ihn einzukapseln. Im Nucl. subpraetect. sind bei Star und Huhn Markfasern vorhanden; nach 2 Tagen haben sie sich bereits zu einem dichten Markfasernetz verdichtet. 2 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden finden wir sie bei beiden Vögeln auch

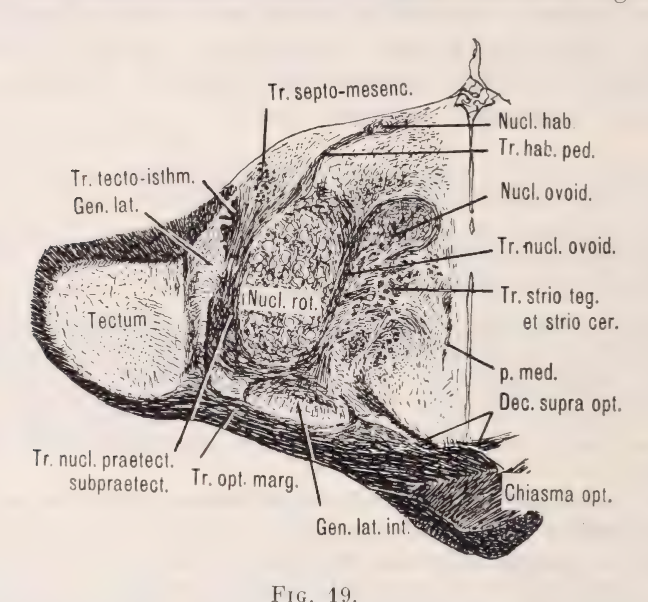


Fig. 19.
Huhn am 29. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe des Nucl. ovoidalis. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

im Tr. praetect.-subpraetect. stark vermehrt. Der Nucl. externus wird vollständig von ihnen eingehüllt; wenige dringen von der Umhüllung in sein Inneres. Eine grosse Zahl Markfasern verläuft von der Mittellinie durch den Nucl. spiriformis hindurch nach dem Tectum. Im Vergleich zum Nucl. spiriformis sind die beiden Kerne praetect. und subpraetect. recht markarm geblieben. Die nun folgende Vermehrung der markhaltigen Elemente ist eine derart intensive, dass schon nach wenigen Tagen die einzelnen Faserzüge sich auf ihrem ganzen Verlaufe sehr gut abzeichnen.

Ganz ähnlich, wie wir schon an verschiedenen Faserzügen im Hypothalamus feststellen konnten, beträgt der Abstand in der Entwicklung der Markscheiden zwischen Huhn und Star auch im Kerngebiet der praetectalen Gruppe 2—3 Tage. Beim Huhn

erscheinen die ersten myelinisierten Axone am 17. e-Tag, beim Star am 19. E-Tag oder ganz kurz darauf. In der Zeit von 1—2 Tagen (oder auch weniger) nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden haben sich diese im ganzen Bereich der untersuchten Bündel ausgedehnt.

5. Commissura posterior.

Dieses Fasersystem ist bei den Vögeln ausserordentlich stark entwickelt. Es ist eines der mächtigsten Faserbündel im Zwischenhirn. Kappers (1921), Craigie (1928) und frühere Autoren unterscheiden einen grössern ventralen und einen kleinern dorsalen Teil. Die Fasern des dorsalen Bündels verbinden vor allem tectale und subtectale Kerngebiete mit den entsprechenden Kernen der Gegenseite. Der ventrale Teil steht hauptsächlich mit dem Fasc. long. centr. in Verbindung. Er gibt die Grosszahl seiner Fasern in dieses Längsbündel ab.

In den nachfolgenden Ausführungen über die Markscheidenentwicklung soll die Beschreibung von Huber und Crosby (1929) als Grundlage dienen. Auch sie unterscheiden eine ventrale und eine dorsale Bündelhälfte. Im Unterschied zu den oben genannten Autoren ordnen sie aber dem dorsalen Teil nur solche Fasern zu, die hauptsächlich tectale Bezirke miteinander verbinden. Der ventrale Faserstrang zerfällt nach ihnen in ein oberes und ein unteres Bündel. Das obere setzt sich aus Fasern zusammen, welche vor allem die Nuclei praetectales und spiriformes der beiden Hirnhälften miteinander verknüpfen. Von diesen Kernen wendet sich das Bündel in flachem Bogen zur Mittellinie und schliesst sich dort ventral an die Fasern des dorsalen Anteils der hintern Kommissur an. Der untere Schenkel des ventralen Kommissurenbündels ist am mächtigsten entwickelt. Er besitzt nicht nur am meisten Fasern, sondern auch diejenigen mit den grössten Durchmessern. Auf Frontalschnitten erscheint er als breites Faserband, das kurz nach dem Ueberschreiten der Mediane einwärts um das periventrikuläre Grau biegt. Dabei zieht es durch eine Zellanhäufung, die Groebbels (1924) als Kern der Kommissur bezeichnet. Von ihm wenden sie sich zum caudomedial gelegenen Kern des Fasc. long. centr. um mit seinen Fasern weiter caudalwärts zu verlaufen.

Nach den bei Huhn und Star gemachten Beobachtungen nimmt der Myelinisationsprozess innerhalb der Com. posterior keinen einheitlichen Verlauf. Es lassen sich deutlich 3 ungleichartige Bündel unterscheiden, die nicht nur verschiedene Zellkomplexe der beiden Hirnhälften, (Tectum, praetect. Bereich und zentr. Längsbündel) mit einander verbinden, sondern sich auch im zeitlichen Ablauf der Markbildung unterscheiden. Darum erweist es sich als vorteil-

haft, für die vergleichenden Besprechungen unserer Untersuchungen die hintere Kommissur in eine tectale, eine praetectale und eine medullare Komponente zu gliedern.

1. Im *medullaren Anteil* finden wir bei Huhn und Star in der vordern Kommissur die ersten Markscheiden und zwar bei beiden

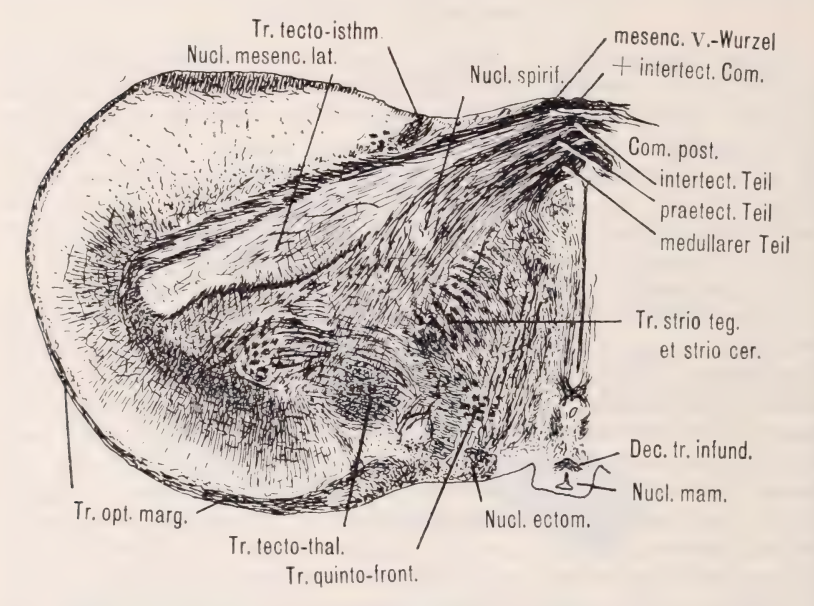


Fig. 20.

Huhn am 30. pe-Tag, Frontalschnitt (linke Hälfte) auf der Höhe der Com. ant. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

am 14. E-Tag. In keinem andern von uns untersuchten Faserzug des Zwischenhirns zeigt sich diese grosse zeitliche Uebereinstimmung im Auftreten der ersten Markscheiden. Huber und Crosby (1929), Craigie (1928), Kappers (1921) und frühere Autoren sehen in diesen Fasern des ventralen Bündels Nervenelemente, die sich caudalwärts im Fasc. long. centr. fortsetzen. Wie wir schon früher darauf hinwiesen, zeigt sich in der Markreifung im zentralen Längsbündel bei Huhn und Star ebenfalls grosse zeitliche Uebereinstimmung. Am 13. e-Tag sind einige seiner Fasern, die in caudorostraler Richtung myelinisiert werden, nach vorn bis über den Oculomotoriuskern hinaus mit Mark versehen. Sie enden im Kern des Fasc. long. centr. Am selben Bebrütungstag zeigt das Huhn

in diesem Kern einige nach der Kreuzungsstelle der Com. posterior hingerichtete erste Markfasern und am 14. e-Tag finden wir sie auch in der Kommissur selbst. Auf Grund dieser Tatsachen kommen wir zur Feststellung, dass die gleichzeitige Ausbildung für Huhn und Star im caudalen Bereich des zentralen Längsbündels auch im Gebiet der hintern Kommissur im Zwischenhirn beibehalten wird.

Nachdem zwischen dem 14. und 15. E-Tag bei Huhn und Star die ersten Markfasern nahe der Mittellinie des Zwischenhirns ausgebildet sind, geht die weitere Entwicklung sehr rasch voran.

2. Im *praetectalen* Anteil der hintern Kommissur (Commissura spiriformis lateralis und Com. praetectalis nach GROEBBELS) bilden sich die ersten Markscheiden beim Huhn am 16. e-Tag. Am 17. e-Tag finden wir sie bereits zwischen den Nervenzellen des Nucl. praetectalis und des Nucl. spiriformis. Beim Star erscheinen sie nahe der Mediane am 17. E-Tag. Die Weiterentwicklung verzögert sich bei ihm etwas, sodass erst zwischen dem 19. und 21. E-Tag derselbe Entwicklungsgrad wie beim Huhn am 17. e-Tag erreicht wird. Am 21. E-Tag ist aber auch bei ihm, ähnlich wie beim Huhn am 21. e-Tag der Nucl. praetectalis von myelinisierten Fasern eingekapselt, sodass die anfänglich langsamere Entwicklungsweise von einer nachträglich schnelleren abgelöst wird. Bei Huhn und Star wird am 21. E-Tag in gleicher Weise der Adultzustand im verkleinerten Masstab verwirklicht.

3. Im *tectalen* Anteil der Com. posterior (event. der Com. intertectalis zuzuordnen ?) sind im Adultzustand weniger Markscheiden vorhanden als in den beiden vorher besprochenen Teilbündeln. Es handelt sich hier um ein kleines Faserbündel, das am dorsalen Rande der hintern Kommissur verläuft. In der Entwicklung der Markscheiden finden wir bei diesem Anteil zeitlich die grössten Unterschiede. Beim Huhn erscheinen die ersten Markscheiden am 15. e-Tag. Sie sind bis an den Innenrand des Tectum zu verfolgen. Beim Star stellen wir die ersten myelinisierten Axone am 17. E-Tag fest. Es sind wenige kleine Fasern, die noch nicht über die Kreuzungsstelle hinaus ziehen. Erst am 21. E-Tag gelangen sie ins Tectum. Daraus ergibt sich ein Rückstand von 4 Tagen gegenüber der Entwicklung beim Huhn.

Fassen wir die Ergebnisse der Markscheidenentwicklung für den Gesamtbereich der Com. posterior zusammen, so stellen wir

fest, dass bei Huhn und Star zwischen dem 19. und 21. E-Tag ein ähnlicher Differenzierungsgrad verwirklicht wird, nachdem die ersten Markfasern 4—7 Tage vorher ihr erstes Mark erhielten.

E. VORDERHIRN

Bei unserer Betrachtung über die Markscheidenbildung in den Hemisphären des Vorderhirns wenden wir uns zuerst dem Fasergebiet des Septum und des Sagittalwulstes zu. Nachher verfolgen wir die Myelinisation im beim Vogel so mächtig ausgebildeten Streifenkörper.

Als Wegweiser für die Nomenklatur benutzten wir für das Huhn die Arbeit von Schröder (1911), für den Star diejenige von Huber und Crosby (1929) über den Sperling. Dabei stellten wir fest, dass in der Benennung und Lokalisierung von verschiedenen Faserzügen noch nicht überall Klarheit herrscht. Auf einige Schwierigkeiten, die sich besonders in der Homologisierung bei Huhn und Star ergeben, werden wir bei den einzelnen Abschnitten zurückkommen.

1. Septum mit Tr. septo-mesencephalicus.

Das Scheidewandbündel ist eines der markantesten Fasersysteme des Vorderhirns. Nach Huber und Crosby (1929) wurde es schon sehr früh von verschiedenen Autoren verfolgt und beschrieben. Unter ihnen befinden sich vor allem Boice und Warrington (1898), Edinger, Wallenberg und Holmes (1903), Kalischer (1905) und Wallenberg (1906). Auch Schröder (1911) gibt eine eingehende Beschreibung davon. Nach ihm geht die gesamte Rindenfaserung, ausgenommen die Tangentialfasern des rostralsten Teiles, in den Tr. septo-mesenc. über. Auch Huber und Crosby (1929) kommen zu denselben Ergebnissen. Im Unterschied zu Schröder (1911) bezeichnen sie aber sein Herkunftsgebiet als Hyperstriatum accessorium. Aus ihren Beschreibungen und den Abbildungen über das Vorderhirn ist zu entnehmen, dass sie nur die periphere Zellschicht (Gebiet der tangentiellen Faserung) als corticalen Bezirk bezeichnen. Da im Rahmen dieser Arbeit keine Vergleiche der verschiedenen Kernregionen ausgeführt wurden, muss die Frage über den Rindenanteil im dorsalen Bereich des Vorderhirnes offen gelassen werden. Die Verteilung der Fasern im System des Sagittalwulstes und das zeitlich verschiedene Auftreten der Markscheiden lassen uns aber mit Huber und Crosby vermuten, dass die Rinde sich auf eine

äusserste, nur ganz dünne Zellamelle beschränkt. Es würde sich hier um die periphere Zone der Tangentialfaserschicht und die darunter

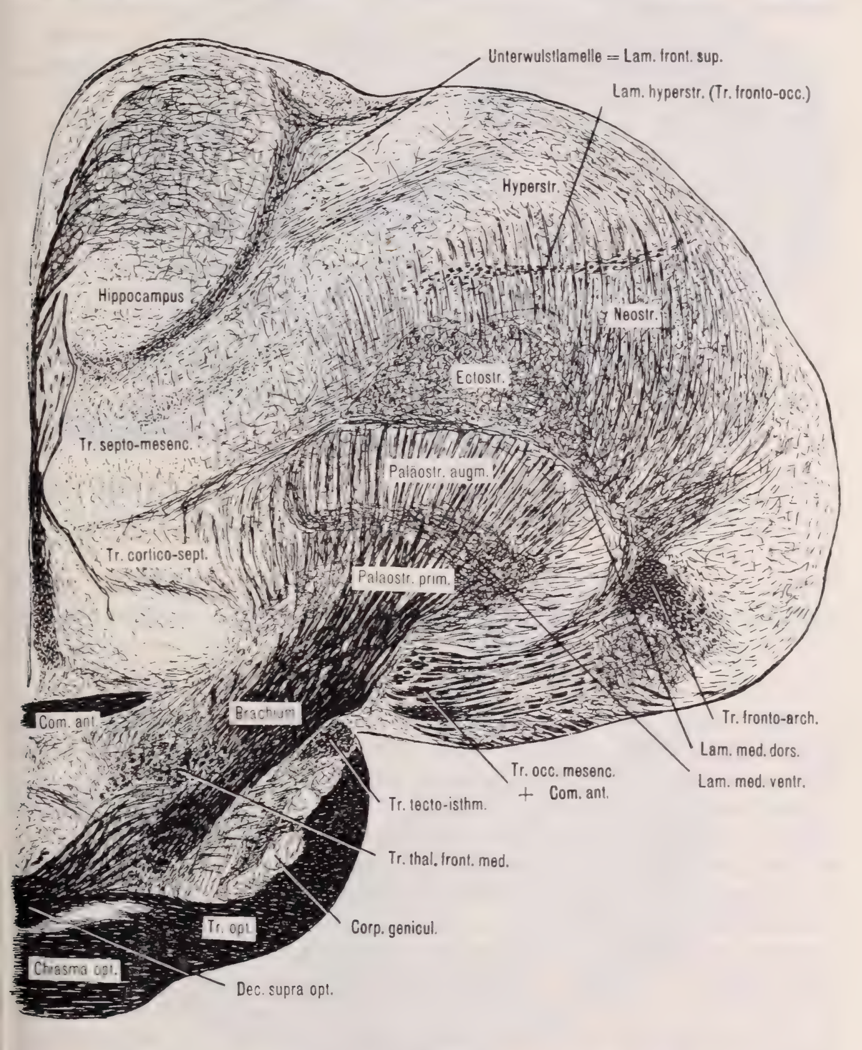


Fig. 21.
Huhn am 100. pe-Tag. Frontalschnitt (rechte Hälfte) auf der Höhe der Com. ant. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 12.

liegende, schmale, markarme „Schicht 2" von Schröder (1911) handeln. Ventral davon finden wir die starken Büschel des Scheidewandbündels. Sie gelangen seitlich an die Peripherie und drängen dort die Rinde auf eine ganz dünne Schicht zusammen.

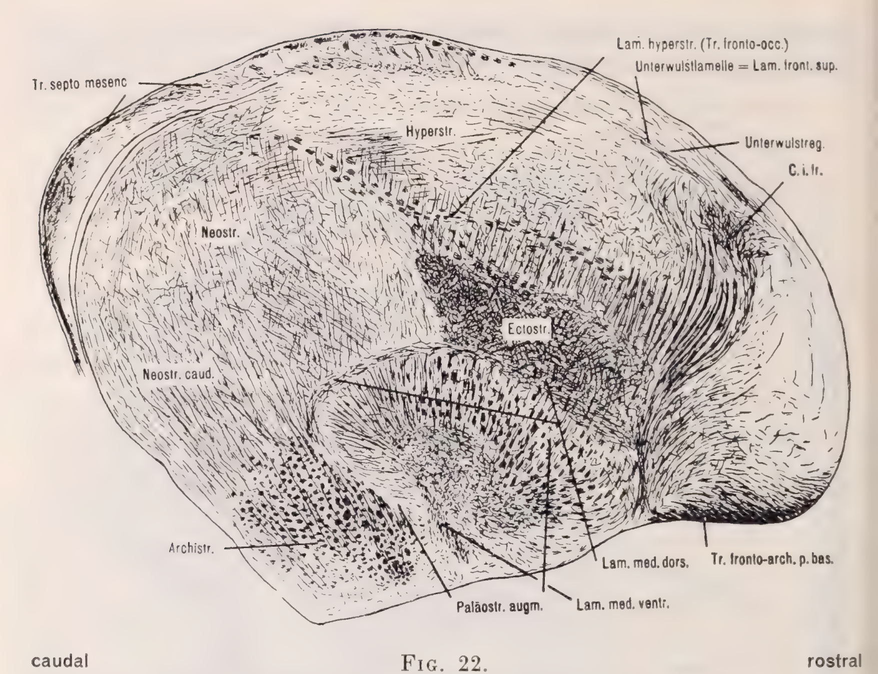


Fig. 22.

Huhn am 100. pe-Tag, seitl. Sagittalschnitt auf der Höhe des Ectostriatum. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 10.

Die Fasern des Scheidewandbündels stammen zum Grossteil aus dem Sagittalwulst, welcher beim Huhn besonders in dorso-ventraler Richtung eine bessere Entwicklung als beim Star (nach Huber und Crosby auch beim Sperling) aufweist. Wo sie nicht durch den Ventrikel scharf vom darunter liegenden Hyperstriatum geschieden sind, stehen sie mit ihm in engem Kontakt. Das Scheidewandbündel nimmt auch Fasern auf, die aus dem rostralsten Gebiet des Hyperstr. accessorium entspringen. Alle diese Fasern streben medianwärts, wo sie sich zwischen Ventrikel und Hirnoberfläche zu starken Strängen sammeln. Sie grenzen dabei gegen die Mitte hin die oben erwähnte Zone gegen die Peripherie ab und ziehen in die eigentliche Scheidewand hinab. Dabei durchlaufen sie die paraentorhinale und die entorhinale Zone. In der Scheidewand finden wir den Tr. septo-mesenc. auf Sagittalschnitten als eine breit nach vorn und oben ausgedehnte Faserschicht, in der die einzelnen Elemente fächerförmig nach unten und hinten zusammenlaufen und einen äusserst starken Stiel bilden. Er biegt seitlich ab und wendet sich in den Epithalamus. Auf den weitern caudalwärts gerichteten Verlauf und die Aufteilung des Bündels in verschiedene Stränge soll hier nicht eingegangen werden, da wir auch die Markscheidenbildung nur im Vorderhirn verfolgen.

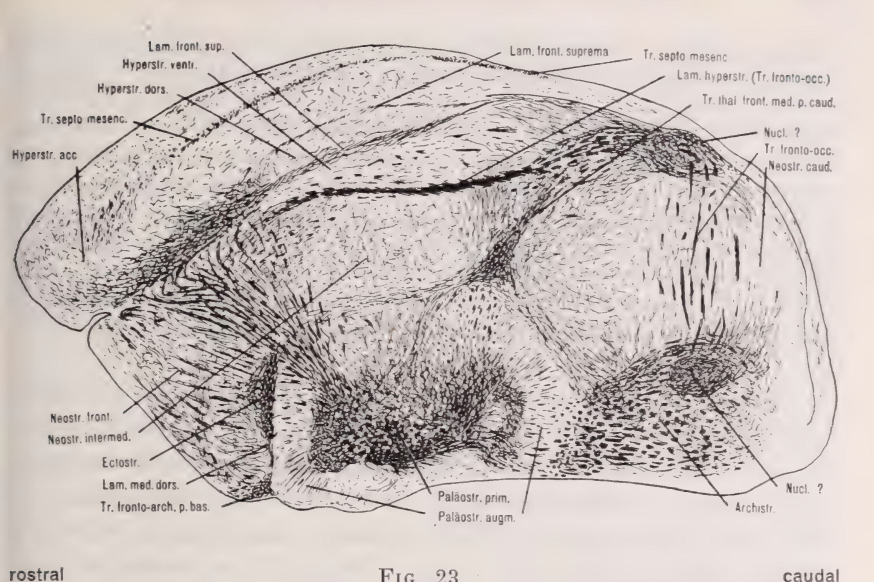


Fig. 23.

Star ad., seitl. Sagittalschnitt. Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 9.

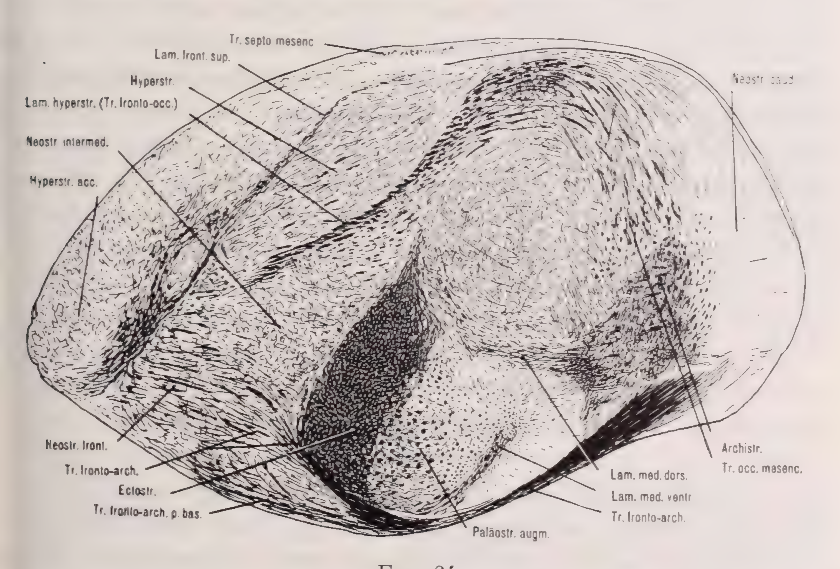


Fig. 24.

Star ad., seitl. Sagittalschnitt (seitl. v. Fig. 23). Uebersichtsbild. Vergr. 1 : 9.

Der Verlauf der einzelnen Fasern im Fächer des Tr. septo-mesenc. ist nicht, wie er meist geschildert wird, eine regelmässige Ausstrahlung der Fasern vom Fächerstiel in die Scheidewand. Beim jungen Huhn

und beim Star, wo die Markfasern des Fächers noch nicht allzu dicht liegen, können wir auf Sagittalschnitten feststellen, dass die vordersten Fasern dieses Bündels innerhalb des Fächers in die hinterste occipitale Region des Sagittalwulstes ziehen und dabei die nach vorn und oben verlaufenden Elemente kreuzen. Kurz nachdem sich die Fasern in der untern Scheidewand verteilen und nach oben und vorn streben, sind sie in einzelne Büschel zusammengefasst, die sich auf ihrem Wege nach aussen oft spitzwinklig schneiden, bevor sie in die Nähe der Hirnoberfläche gelangen und seitwärts umbiegen. Wir haben es also mit einem ziemlich komplexen Faserflechtwerk zu tun. Auf einige Einzelheiten kommen wir bei der Besprechung der Markbildung noch zurück.

Die ersten Markscheiden erscheinen beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 8.—9. pe-Tag, also 3—4 Entwicklungstage später, im caudalen Bereiche des Tr. septo-mesenc., an der Grenze zwischen Scheidewand und Sagittalwulst. Es sind Fasern, die parallel zur Mittellinie verlaufen und ihr eng anliegen. Im dorsalen Gebiet des Hippocampus und der Area entorhinalis sind sie etwas gehäuft. Caudal davon gelangen sie zu einem Kerngebiet (es war in der mir zugänglichen Literatur nicht beschrieben, ist aber an der charakteristischen Bräunung der Markscheidenschnitte sehr gut erkennbar), das im Adultgehirn von einem dichten Markfasernetz durchflochten ist. Die ersten Markscheiden in diesem Hirnteil erscheinen also wiederum an der Stelle mit der grössten Markanhäufung und den Fasern mit den stärksten Kalibern. Nach 2—3 Tagen finden wir die ersten Markscheiden auch im Fächerstiel des Scheidewandbündels. Nachdem zuerst die hintern und mittleren Fächerstrahlen ihr Mark erhalten haben, werden auch die dorso-rostralwärts verlaufenden Axone myelinisiert. Als letzte Elemente werden die untersten, in horizontaler Richtung nach vorn ziehenden Fasern markhaltig. Gleichzeitig und etwas später sehen wir den Myelinisationsprozess im übrigen Raume des Sagittalwulstes und rostral in der seitlich erweiterten Scheidewand seinen Anfang nehmen. Der anfängliche Rückstand von 4 Tagen holt der Star nach kurzer Zeit auf. So finden wir am 25. E-Tag, d. h. 8 Tage beim Huhn und 4 Tage beim Star, nach der Bildung der ersten Markscheiden ungefähr dasselbe Markscheidenbild. Beim Huhn ist der caudalste Teil des Fächers am 21. e-Tag myelinisiert, beim Star am 11. pe-Tag. Wir finden Markscheiden beim Huhn in der Tangentialschicht und wenige myelinisierte Fasern darunter zwischen ihr und dem Ventrikel. Weiter vorn beschränken sie sich noch auf die eigent-

liche Scheidewand. Am 3. pe-Tag liegen im Fächer die Markfasern bereits zu kleinen Bündeln angeordnet, die sich auf ihrem Verlaufe nach vorn und oben spitzwinklig überschneiden. Bis zum 5. pe-Tag ist das Markfasernetz im oben erwähnten Kerngebiet des caudalen Sagittalwulstes sehr viel dichter geworden. In der Area paraentorhinalis erscheinen die ersten markhaltigen Elemente. Am 10. pe-Tag hat sich die Myelinisation auch auf den vordern Teil des Fächers ausgedehnt und im hintern Bereich des Sagittalwulstes verlaufen Markfasern seitwärts, parallel zur Hirnoberfläche. Das erste Mark in den « frontal radiations » (Huber und Crosby 1929) ist gebildet, am 20. pe-Tag das erste in der ,,Schicht 2" (Schröder 1911). Nachdem beim Star die ersten Markscheiden im occipitalen Teil des Scheidewandbündels am 8. pe-Tag gebildet sind, und am 11. pe-Tag der hintere Drittel des Fächers markhaltig geworden ist, greift der Myelinisationsprozess am 13. pe-Tag auch auf die Peripherie des Sagittalwulstes über, wo Markscheiden seitwärts umbiegen und Markfasern auch des ,,medial forebrain bundle" erscheinen (wie beim Huhn am 10. pe-Tag). Am 17. pe-Tag finden wir beim Star die ersten Fasern des Tr. septo-corticalis und des Tr. corticoseptalis myelinisiert. Am 19. pe-Tag gelangen seitwärts abgebogene Markfasern an die Hirnoberfläche bis ans Ende der paraentorhinalen Region, andere grenzen ans Hyperstr. dorsale bzw. Hyperstr. accessorium. Am 21. pe-Tag erscheinen die ersten Markscheiden in den ,,frontal radiations from dorso-lateral surface area" (Huber und Crosby 1929). Zwischen dem 40. und 70. pe-Tag wird vom Star ein dem Adultzustand ähnlicher Ausbildungsgrad in der Markscheidenbildung erreicht, wie wir ihn beim Huhn erst zwischen dem 90. und 120. pe-Tag antreffen.

2. Archistriatum.

In diesem Abschnitt soll nicht nur die Markscheidenbildung innerhalb dieses Striatumteils beschrieben werden, sondern vor allem die Myelinisation der zu und von ihm führenden Faserzüge. Es handelt sich dabei um den Tr. occipito-mesencephalicus, die Com. anterior, den Tr. fronto-archistriaticus und den Tr. archistriaticus dorsalis.

Was die Topographie anbelangt stützen wir uns auf die Arbeiten von Huber und Crosby (1929) für den Star und von Schröder

(1911) für das Huhn. Dabei verwenden wir nach Möglichkeit die Nomenklatur nach Huber und Crosby.

Das Archistriatum oder das Epistriatum der ältern Autoren liegt im hintern Drittel des Vorderhirns, an seiner ventro-lateralen Basis. Beim Star hat es eine etwas mächtigere Ausbildung erfahren als beim Huhn, was die weite Auswölbung der Hemisphäre nach hinten teilweise mitbedingt.

Aus dem Brachium zieht zuerst seitlich, dann nach oben gerichtet der Tr. occipito-mesencephalicus ins Archistriatum. Auf Sagittalschnitten treffen wir seine Elemente im untern Bereich dieses Streifenkörpers als starke Bündel, die sich weiter oben teilweise auflösen und aufwärts durch das Neostriatum bis unter den Ventrikel ins Hyperstriatum caudale ziehen. Dort stehen sie mit der Lamina hyperstriatica in Verbindung. Beim Star nimmt der Tr. occ. mesenc. auf Sagittalschnitten einen grössern Raum ein als beim Huhn und ist besser entwickelt. Auch seine Faserbündel sind kräftiger.

Die Com. anterior verbindet die Archistriata der beiden Hemisphären miteinander. Als horizontal verlaufendes, sehr dichtes Faserbündel kreuzen ihre Elemente in der Mediane.

Aus dem vordern Ende dieses Hirnteils entspringt der Tr. fronto-archistriaticus. Er zieht ganz peripher nahe der Hirnbasis ventral vom Paläostriatum und Ectostriatum nach vorn ins Neo- und Hyperstriatum. Der kompakte Strang löst sich am vordern, untern Ende des Ectostriatum auf. Ein Teil seiner Fasern wendet sich nach oben (pars basalis), wobei fortwährend Elemente ins Neostriatum frontale abgegeben werden. Beim Star scheinen diese Fasern den vordern Teil des Ectostriatum zu umfassen. Beim Huhn dagegen sind sie auf der Höhe des Ectostriatum nicht mehr weiter zu verfolgen. Die direkt durch das Neostriatum hindurch nach vorn ziehenden Fasern (pars frontalis) gelangen ins Hyperstriatum frontale. Nach Schröder (1911) sollen sie mit transversal verlaufenden Fasern des Caput hyperstriati in Verbindung stehen.

Der Tr. archistriaticus dorsalis (Tr. dorso-epistriaticus) zieht vom Archistriatum nach oben ins Neostriatum caudale. Er gelangt dabei mit seinen dorsalsten Elementen bis unter den Ventrikel. Beim Star scheint er auch mit der Lamina hyperstr. und dadurch mit dem caudalen Hyperstr. in Verbindung zu stehen. Anschliessend an den rostralen Teil dieser Fasern finden wir beim Huhn eine Reihe von Axonen, die parallel mit ihnen verlaufen, aber nicht im Archistriatum enden, sondern sich in einem flachen Bogen nach vorn wenden. In ihrem untern Verlauf kommen sie dabei rostral der Fasern des Tr. fronto-archistriaticus zu liegen. Schröder (1911) bezeichnet sie als Tr. uncinatus hyperstr. Beim Star konnten wir dieses Bündel nicht lokalisieren.

Beim Star finden wir in der obern Hälfte des Archistriatum einen von der Umgebung durch seine hellere Färbung und intensivere Durchflechtung mit Markfasern gut abgehobenen, auf Sagittalschnitten

rundlich erscheinenden Kern. Er wird von einem dichten Fasernetz durchzogen und eingekapselt. Beim Huhn war er anhand der Markscheidenpräparate nicht festzustellen. Für den Sperling, der nach der Beschreibung und den Abbildungen ähnliche Faser- und Kernverhältnisse wie der Star aufweist, wurde er von Huber und Crosby nicht beschrieben.

Die vordere Kommissur, die mit ihren feinen Fasern das Archistriatum als zartes aber dichtes Fasernetz durchsetzt, erhält beim Huhn die ersten Markfasern am 19. e-Tag, beim Star am 29. E-Tag. Die Myelinisation beginnt in der Mediane und leicht seitlich davon und dehnt sich dann sehr schnell seitwärts aus. Ungefähr 10 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden hat der Star seinen Rückstand von 10 Entwicklungstagen aufgeholt, sodass zwischen dem 30. und 32. E-Tag bei Star und Huhn das Kommissurenbündel und sein Fasernetz im Archistriatum ungefähr dieselbe Dichtigkeit von Markscheiden aufweist.

Im Brachiumanteil des Tr. occ. mesenc. werden die ersten Markscheiden beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 26.—29. E-Tag, also ca. 11 Tage später sichtbar. Am 3. pe-Tag sind seine Fasern beim Huhn und am 20. pe-Tag beim Star als kleine Bündel im untern Archistriatum festzustellen, von denen die dorsalsten etwas über die Lamina hyperstriatica hinausreichen. Ungefähr zur gleichen Entwicklungszeit, d. h. zwischen dem 40. und 50. E-Tag gelangen Markfasern des Tr. occ. mesenc. unterhalb des Hemisphären-Ventrikels ins hinterste Gebiet des Hyperstriatum caudale, womit der anfängliche Rückstand beim Star aufgeholt sein dürfte.

Der Tr. fronto-archistriaticus erhält beim Huhn am 23., beim Star zwischen dem 30. und 32. E-Tag die ersten Markscheiden. Sie wenden sich vom Archistriatum nach vorn, verschwinden an der Stelle, wo das Bündel vom Ectostriatum bezw. Hyperstriatum an die Peripherie hinaus gedrängt wird. Am 25. pe-Tag können beim Star Markfasern seiner pars frontalis, nachdem sie das Neostriatum frontale durchlaufen haben, bis ins Hyperstriatum verfolgt werden. Auch die pars dorsalis zeigt gut ausgebildete Markscheiden, die das Ectostriatum erreichen und wahrscheinlich auch myelinisierte Elemente ins Neostriatum nach vorn abgeben. Um diese Zeit (3. pe-Tag) haben einige Elemente des Tr. uncinatus hyperstriati beim Huhn ihr Mark erhalten. Aehnlich wie in beiden zuerst erwähnten Fasersystemen des Archistr. ist der weitere Myelinisa-

tionsverlauf beim Star rascher als beim Huhn. Dasselbe gilt auch für die Markbildung im Tr. archistr. dorsalis, wo die ersten Markscheiden beim Star zwischen dem 20. und 25. pe-Tag im Neostriatum erscheinen, beim Huhn aber ungefähr 10 Tage vorher. Doch lässt sich hier die Markscheidenbildung nicht so leicht verfolgen wie bei den andern beschriebenen Bündeln, da sich seine Fasern mit denjenigen des Tr. occ. mesenc. in ihrem Verlaufe nach oben ins hintere Ende des Hyperstr. mischen. Der beim Star im Archistriatum vorgefundene Kern (siehe Seite 168) zeigt in seinem Innern am 25. pe-Tag die ersten Markscheiden. Am 40. pe-Tag ist das ganze Archistriatum samt diesem Kern von sehr vielen Markscheiden durchsetzt. Unten und seitlich ist er von einem dichten Fasernetz becherartig eingekapselt. (Siehe Fig. 23.)

Der Myelinisationsprozess verläuft im Archistriatum und in den mit ihm in Verbindung stehenden von uns untersuchten Faserzügen bei Star und Huhn in derselben zeitlichen Reihenfolge. Er beginnt mit dem Auftreten der ersten Markscheiden im Tr. occ. mesenc. im Brachium, die 3—4 Tage später bis ins Archistriatum vordringen. In dieser Zeit hat die Myelinisation auch auf die Commissura anterior übergegriffen. Nach weitern 3 Tagen folgen Tr. fronto-archistriaticus und Tr. archistr. dorsalis. Dagegen beginnt die Myelinisation beim Star ganz allgemein 7—10 Tage später als beim Huhn, verläuft aber relativ rascher, sodass ungefähr 10—14 Tage später der anfängliche Rückstand beim Star aufgeholt erscheint.

3. Brachium, Paläostriatum und Ectostriatum.

Da die Fasersysteme des Ectostriatum und des Paläostriatum in enger Beziehung zueinander stehen, und sich ihre caudalwärts führenden Elemente im Brachium vereinigen, soll die Markscheidenentwicklung dieser beiden Streifenkörper mit dem Brachium im Zusammenhang besprochen werden.

Wir verwenden dabei hauptsächlich die Nomenklatur von Huber und Crosby (1929) und fügen, wo es uns tunlich erscheint, die Benennung von Schröder (1911) bei.

Im Brachium sammeln sich die aus dem Vorderhirn caudalwärts führenden Faserbündel zu einem äusserst mächtigen Strang. Bei der Verfolgung der Markscheidenbildung im Brachium beschränken wir

uns auf folgende, leicht identifizierbare Bündel: Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris (Tr. strio-mesencephalicus); Tr. thalamo-frontalis lateralis (Tr. strio-thalamicus); Tr. occipito-mesencephalicus. Die beiden erstgenannten Bündel wurden im Abschnitt über das Diencephalon, z. T. bereits besprochen, und der dritte fand bei der Behandlung des Archistriatum besondere Berücksichtigung. Der Tr. occipito-mesenc. nimmt im Brachium den dorso-medialsten Teil ein. Seine Fasern kommen aus dem caudalen Hyperstr. und dem Archistr. Caudalwärts stehen sie mit dem Nucl. ovoidalis und dem Nucl. spiriformis in Beziehung. Der Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris erhält seine Fasern aus dem Ecto- und dem Paläostr., wie auch aus dem Neostr. frontale. Er soll die meisten Fasern der Lamina medullaris ventralis in sich aufnehmen. Demnach scheint er an der Faserung des Paläostr. (hauptsächlich Pal. primitivum) den grössten Anteil zu haben. Im Brachium wird er in kleinere Bündel mit markarmen Zwischenzonen aufgelockert. Der Tr. thalamo-frontalis lateralis erhält seine Fasern aus dem Ectostriatum und dem ventralen und dorsalen Hyperstriatum. Er führt im Diencephalon zum Nucl. rotundus. Im Brachium verläuft er am weitesten seitlich.

Das Paläostriatum (Mesostriatum) wird auf seiner dorsalen Seite durch die Lamina medullaris dorsalis vom darüber liegenden Neostriatum getrennt. Rostral beginnt es kurz hinter dem Lobus parolfactorius (Schröder 1911). Es erstreckt sich auf die untere, innere Hälfte der Hemisphäre. Schröder (1911) unterteilt es in eine Pars medialis, frontalis und occipitalis. Nach ihm erscheinen beim Huhn die ersten Markscheiden am 14. e-Tag im frontalen Teil, wo wir später den grössten Markreichtum antreffen; am 19. e-Tag im occipitalen Teil. Am 10. pe-Tag sollen im mittleren Teil noch keine Markscheiden vorhanden sein. Huber und Crosby unterscheiden ein Paläostr. primitivum und ein Paläostr. augmentatum, die durch die Lamina medullaris ventralis getrennt werden. Im Paläostr. augmentatum führen die Fasern von der Lamina med. ventr. fächerförmig divergierend in lockern Bündeln nach aussen zur Lamina med. dorsalis. Im Paläostr. primitivum nimmt die Lamina med. ventr. als sehr dicke Lamelle den grössern Teil ein. Sie zeichnet sich durch ein dichtes Fasernetz aus. In die untere Hälfte des Paläostr. begeben sich die meisten Elemente aus dem Brachium.

Das Ectostriatum liegt der Lamina medullaris dorsalis und damit dem Paläostriatum augmentatum an seiner dorso-lateralen Seite kalottenförmig auf. Es wird von einem sehr dichten Fasernetz durchzogen.

Die ersten Markscheiden im Vorderhirn von Huhn und Star werden im Brachium, im Anschluss an die Myelinisation des Zwischenhirns gebildet. Es sind Markfasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris, die beim Huhn am 14. e-Tag und beim Star am 17. E-Tag bis zum Paläostriatum primitivum vordringen, wo sie strahlenförmig aufsplittern. Einen Tag später treten sie beim Huhn

in den mittleren Bereich der Lamina medullaris ventralis ein. Die gleiche Entwicklungsstufe zeigt der Star am 19. E-Tag, womit er gegenüber dem Huhn 4—5 Tage im Rückstand ist. Nach 2 weitern Tagen ist beim Huhn diese Lamelle schon reichlich mit Markscheiden versehen, wogegen beim Star die dorsalsten und ventralsten Teile noch arm an Mark sind. Am 15. e-Tag werden die ersten Markscheiden des Tr. thalamo-frontalis lateralis beim Huhn gebildet. Sie ziehen vom Nucl. rotundus bis ins untere Ende des Paläostriatum. Am 17. e-Tag ist aus den anfänglich wenigen Markscheiden bereits ein ziemlich starker Markstrang geworden. Beim Star finden wir dort am 25. E-Tag die ersten, schon ziemlich vielen Markscheiden. Der Rückstand beträgt demnach 8—10 Tage. Dasselbe gilt für den Tr. occ. mesenc., dessen Myelinisation bereits früher besprochen wurde (S. 169).

Im Paläostriatum augmentatum finden wir beim Huhn am 17. e-Tag, beim Star am 23. E-Tag die ersten Markscheiden. Diese ersten Markfasern sind bereits zu Bündeln von 3—4 Elementen gruppiert, die rasch dicker werden (beim Star z. B. bis 8 Markscheiden an einem Bündel am 26. E-Tag).

Die ersten Markscheiden der Lamina med. dorsalis erscheinen beim Star knapp vor dem 25. E-Tag, an der Grenze gegen das Ectostriatum. Die Zahl ihrer Markfasern nimmt dann sehr rasch zu. Am 29. E-Tag ist sie ziemlich markreich. Medianwärts erreichen ihre myelinisierten Elemente zwischen dem 33. und 37. E-Tag den Ventrikel. Beim Huhn werden die ersten Markfasern 8 Tage früher gebildet, um zwischen dem 23. und 25. E-Tag mit ihren innersten Markfasern bis zum Ventrikel zu gelangen.

Mit dem Myelinisationsbeginn in der Lamina med. dors. erhalten auch die ersten Fasern im anschliessenden Ectostriatum die ersten Markscheiden. Sie entwickeln sich dann in den folgenden 4—5 Tagen zu einem schon recht dichten Fasernetz.

Im Bereich des Paläostriatum werden im Tr. thalamo-frontalis medialis pars caudalis beim Huhn am 19. e-Tag, beim Star am 23. E-Tag die ersten Markscheiden gebildet, die sich beim Huhn bis zum 21. e-Tag im anschliessenden Neostriatum zu einem Fasernetz verdichten. Dasselbe Entwicklungsbild zeigt der Star am 25. E-Tag.

Die zeitlich stark gestufte Myelinisation der verschiedenen, das Paläostriatum mit Fasern durchziehenden Bündel im Gehirn

des Stars gibt uns die Möglichkeit, sie einzelnen Teilen des Streifenkörpers zuzuordnen. So ist anzunehmen, dass die Grosszahl der zuerst markreif gewordenen Fasern des Tr. strio-tegmentalis et cerebellaris im Paläostriatum und der Lamina medullaris ventralis endigen. Anschliessend an den Myelinisationsbeginn dieses Bündels im Brachium zeigen sich nämlich die ersten Markscheiden im Paläostriatum primitivum. Schon nach wenigen Tagen ist ein recht dichtes Fasernetz gebildet, das von der gut entwickelten Lamina med. ventr. gegen das noch vollständig markfreie Paläostr. augm. abgegrenzt ist. Zwei bis drei Tage verstreichen, bis nach Beginn der Markbildung in der Lam. med. ventr. auch im Paläostr. augment. die ersten Markscheiden auftreten. Knapp vor ihrem Erscheinen finden wir im Thalamus die ersten Markscheiden im Tr. thalamo-front. lat., was die Vermutung nahe legt, dass es sich bei den ersten Markfasern im Paläostr. augm. um dieselben Fasern handelt. Zu denselben Ergebnissen kommen wir auch beim Huhn. Nur ist bei ihm die zeitliche Aufeinanderfolge der Markreifung der betreffenden Faserzüge und Striatumteile viel gedrängter, was die Beobachtung stark erschwert.

Wenn wir die Ergebnisse kurz zusammenfassen, stellen wir fest, dass im Vorderhirn die Markbildung im Brachium beginnt und von da rostralwärts fortschreitet. Im Brachium entwickelt sich das Mark um 4—10 Tage später als beim Huhn. Zeitlich ähnliche Unterschiede im Myelinisationsbeginn finden wir auch in den andern Teilen des Basalganglion.

4. Neostriatum.

Schröder (1911), dessen wertvolle Arbeit wir zur Klärung der topographischen Faser-Verhältnisse im Vorderhirn des Huhns so oft zu Rate ziehen, kennt kein Neostriatum. Der Teil des Streifenkörpers, der über der Lamina medullaris dorsalis liegt, wird von ihm insgesamt als Hyperstriatum bezeichnet. Wie wir später sehen werden, kann für das Huhn eine klare Grenze zwischen Neo- und Hyperstriatum, wie sie für die Passerinen in Form der Lamina hyperstriatica besteht, nicht gefunden werden.

Daraus erwachsen uns Schwierigkeiten in der Lokalisation des Neostriatum für das Huhn. Wir geben darum zuerst eine kurze Beschreibung des Neostriatum für den Star. Dabei halten wir uns

an die topographischen Befunde, wie sie von Huber und Crosby beim Sperling beobachtet wurden. Im Anschluss daran werden wir auf einige Besonderheiten und Unterschiede beim Huhn hinweisen.

Das Neostriatum liegt kappenförmig dem Paläo- und lateralwärts dem Ectostriatum auf. Vom Paläostriatum wird es durch die Lamina med. dorsalis getrennt. Oben liegt ihm das Hyperstriatum auf, von dem es dorsal von der Lamina hyperstriatica getrennt wird. Das Neostriatum beginnt rostral etwas hinter dem Vorderpol des Telencephalon und dehnt sich nach hinten bis ins occipitale Hirngebiet aus. Huber und Crosby unterscheiden ein Neostriatum frontale, intermediale und caudale.

Das Neostriatum frontale grenzt vorn an das Hyperstr. dorsale und wird von ihm durch das rostrale Ende der Lamina frontalis superior getrennt. Nach oben reicht es bis zu den untersten Fasern der Lamina hyperstr. Vom darunter liegenden Paläostriatum wird es durch die Lamina med. dorsalis getrennt. Seitwärts rückt es etwas von der ventralen Hemisphären-Peripherie weg, indem es dort von den Fasern des Tr. fronto-archistriaticus, die nach vorn ziehen, verdrängt wird. Medial des Ectostr. wird es von starken Fasern des Tr. thalamo-frontalis medialis pars frontalis in caudo-rostraler Richtung durchzogen.

Das Neostriatum intermediale schliesst sich unmittelbar dorsal- und dorso-occipitalwärts an das Neostr. frontale an. Fasern des Tr. thalamo-frontalis medialis pars caudalis trennen es vom dahinter liegenden Neostr. caudale. Doch ist diese Grenze unscharf.

Das Neostriatum caudale liegt im occipitalen Teil der Hemisphäre und grenzt unmittelbar an den Ventrikel. In seinem caudalsten Teil wird es vom Tr. archistriaticus dorsalis durchzogen. Medial liegt es dem Archistriatum auf.

In diesem Zusammenhang möchten wir noch auf ein Kerngebiet hinweisen, das im obersten Bereich des Neostr. caudale liegt und von Huber und Crosby (1929) nicht beschrieben wurde. Zwischen den letzten, hintersten Fasern der Lamina hyperstr. finden wir dort beim Star einen gut entwickelten, eiförmigen Kern. Durch seine etwas hellere Färbung hebt er sich auf Gefrierschnitten (Markscheiden-Präparate) sehr gut von der Umgebung ab. Er drückt die beiden sich berührenden Ventrikelwände von unten in den Sagittalwulst hinein, sodass er schon durch diese Eindellung sehr gut lokalisiert werden kann. Er wird von einem sehr dichten, aus feinen Markfasern bestehenden Netz umsponnen und durchdrungen. Elemente der Lamina hyperstr. scheinen von vorn in ihn einzutreten oder durch ihn hindurch zu verlaufen. Von hinten und unten ziehen Fasern des Tr. occipito-mesenc. und des Tr.archis triaticus dorsalis in sein Inneres. Beim Huhn konnte dieser Kern nicht gefunden werden.

Wie bereits erwähnt, finden wir im Neostriatum des Huhns etwas andere Faserverhältnisse, was einerseits die Begrenzung des Neostr. als Ganzes, wie anderseits seine Unterteilung in verschiedene Bezirke stark erschwert.

Währenddem die ventrale Abgrenzung des Neostr. gegen das darunter liegende Paläostr. auch beim Huhn durch die Lamina med. dorsalis leicht gezogen werden kann, stossen wir bei der dorsalen Abgrenzung gegen das Hyperstriatum hin auf Schwierigkeiten. Beim Star bildet die Lam. hyperstr. (= Tr. fronto-occipitalis) als schmale, aber gut ausgeprägte Lamelle diese Grenze. Im mittleren Teil der Hemisphäre verläuft sie auf Frontalschnitten im schwachen Bogen vom seitwärts gewendeten Ventrikelteil parallel zur Oberfläche bis weit in die untere Hälfte des Vorderhirns hinab. Im caudo-lateralen Ende vermischen sich ihre Fasern mit Elementen des Tr. occ. mesenc. und des Tr. archistriaticus dorsalis. Nach vorn reicht sie bis auf die Höhe der am meisten dorso-rostral gelegenen Ectostriatumfasern. Beim Huhn ist diese Lamelle viel schwächer ausgebildet. Ihre Markfasern zeigen sich auf Frontalschnitten oberhalb des Ectostr. in aufgelöster Formation. Seitwärts und gegen die Mitte hin sind sie zu einer ganz schwach ausgebildeten Lamelle gruppiert, die aber recht bald verschwindet. Auf seitlichen Sagittalschnitten erscheint sie uns als breites Faserband, das etwas unterhalb des dorso-rostralen horizontal gelegenen Ventrikelendes bis zur obern Mitte der Lam. med. dorsalis hinabzieht.

Die Capsula int. frontalis und Capsula int. occipitalis, die das Neostriatum von unten nach oben schneiden, ermöglichen, ähnlich wie beim Star, eine Gliederung in drei Teile. Als Neostriatum frontale wollen wir beim Huhn denjenigen Striatumteil bezeichnen, der rostral von der Lamina med. dorsalis liegt und oben von den schräg aufsteigenden Fasern der Capsula int. front. gegen das Neostr. intermediale getrennt wird. Die Begrenzung nach vorn ist unsicher. Zwischen der Capsula int. front. und der Capsula int. occ. befindet sich das Neostr. intermediale, das oben auf einer ganz kurzen Strecke von der Lam. hyperstr. überdacht wird. Der Striatumteil, der zwischen der Capsula int. occipitalis und dem Ventrikel liegt, gilt auch beim Huhn als caudaler Teil des Neostriatum.

Die Entwicklung der Markscheiden konnte am besten anhand von Sagittalschnitten verfolgt werden. Wo es nötig war, wurden auch Frontalschnitte für unsere Untersuchungen benutzt. Im Wesentlichen beschränken sich unsere Beobachtungen auf die wichtigsten Faserzüge [Lamina hyperstr. (= Tr. occ. front.), Capsula int. front. (Tr. thalamo-front. med. pars front.), Capsula int. occ. (Tr. thalamo-front. med. pars caud.)]. Die Markscheidenbildung des Tr. occ. mesenc., der durch das Neostr. caud. hindurchzieht und des Tr. fronto-archistr., der z. T. im Neostr. front. endet, wurde bereits früher im Abschnitt über das Archistriatum besprochen.

Im Anschluss an die Myelinisation im Paläostriatum wird auch das Neostriatum myelinisiert. Die ersten Markscheiden erscheinen beim Huhn am 21. e-Tag, beim Star am 17. pe-Tag im Neostriatum frontale (Tr. quinto-frontalis). Markfasern dieses Bündels ziehen

von der Lam. med. dors. abwärts ins Neostr. front. Beim Huhn erreichen die markhaltigen Elemente im ventralen Ast bereits den Tuber capitis hyperstriati. Ebenso finden wir einige Markfasern im Bereiche des Tr. thalamo-frontalis lateralis und etwas dorsal im Tr. thalamo-front. medialis pars frontalis (Capsula interna front.) und im Tr. thalamo-front. medialis (Capsula int. occ.), dessen oberste markhaltige Fasern über die Lam. med. dors. hinaus ins Neostr. eindringen. Seine pars caudalis sendet einige Markscheiden 2 Tage später ebenfalls ins Neostr. Beim Huhn dringen Markfasern dorsal des Ectostr. kurz ins Neostr. intermediale ein und scheinen sich in der Unterwulstlamelle fortzusetzen. Mit Ausnahme des Neostr. frontale, dem Bereiche der beiden Capsulae und einigen Markfasern, die aus dem Gebiet des Ectostr. eindringen ist das ganze Neostr. beim Star immer noch sehr arm an Myelin. Am 5. pe-Tag sind beim Huhn im ganzen Gebiet des Neostr., ausgenommen der caudale Teil, Markscheiden vorhanden. Ueberall stellen wir eine starke Myelinzunahme fest. Besonders gut entwickelt sind die Markscheiden des Tr. quinto-frontalis (Neostriatum front.) und die beiden Capsulae. Nachdem sich die Lamina hyperstr. beim Star schon am 20. pe-Tag auf Gefrierschnitten durch starke Blautönung von der Umgebung recht gut abgehoben hat, finden wir dort die ersten Markscheiden am 25. pe-Tag (37. E-Tag). Sie reichen aufwärts noch nicht bis zum Ventrikel. Erst am 20. pe-Tag (40. E-Tag) finden wir dort auch beim Huhn einige Markscheiden, die nach ihrer Anzahl zu schliessen, 2—3 Tage vorher gebildet wurden. Sie sind bereits zu lockeren Bündeln zusammengeschlossen. Nachdem in den übrigen untersuchten Fasersystemen (Tr. quinto-frontalis, Fasern vom Ectostriatum ins Neostr. intermediale, Capsula int. front. und occ.) beim Star ein Rückstand von 8 Tagen festzustellen ist, setzt die Myelinisation bei Huhn und Star in der Lamina hyperstr. am selben Entwicklungstage ein. Damit scheint uns der anfängliche Rückstand in der Myelinisation des Neostr. beim Star aufgeholt zu sein. Bereits 10 Tage nach dem Erscheinen der ersten Markscheiden in der Lam. hyperstr. finden wir beim Star fast auf der ganzen Ausdehnung dieses Fasersystems Markscheiden, ein Entwicklungsstadium, das beim Huhn erst einige Tage später erreicht wird. Beim Huhn dauert demnach die Zeitspanne vom Erscheinen der ersten Markscheiden in der Lam. hyperstr. bis wir fast überall auf ihrem

Gesamtbereich Markscheiden antreffen 30 Tage (d. h. v. Schlüpftag bis zum 30. pe-Tag), beim Star dagegen nur ca. 13 Tage (d. h. vom 17. pe-Tag bis zum 30. pe-Tag). Dieses Beispiel zeigt sehr klar die anfängliche Verzögerung im Myelinisationsbeginn im Striatum des Stars. Nachdem aber einmal die ersten Markscheiden gebildet sind, verläuft der Myelinisationsprozess im Streifenkörper des Vorderhirns sehr viel rascher als beim Huhn und scheint nach einer kürzern Entwicklungszeit zum Abschluss zu kommen.

5. Hyperstriatum.

Bei der Lokalisation und der Gliederung des Hyperstriatum begegnen wir denselben Schwierigkeiten, auf die wir schon beim Neostriatum hinweisen. Die Lamina hyperstriatica, die beim Star als Grenzlamelle gegen das darunter liegende Neostriatum bezeichnet wird, ist beim Huhn räumlich viel schwächer entwickelt. Sie beschränkt sich auf einen mittleren Hemisphärenteil, sodass seitlich und medial Neo- und Hyperstriatum fliessend ineinander übergehen. Ferner scheint es uns unmöglich, im Hyperstriatum des Huhns die von Huber und Crosby (1929) für den Sperling vorgenommenen Unterteilungen machen zu können. Aus den uns zur Verfügung stehenden Markscheiden-Präparaten geht lediglich hervor, dass die Verhältnisse in diesem Streifenkörper bei Huhn und Star recht verschieden sind. Erst eingehende vergleichende Untersuchungen über die Kernverhältnisse werden uns die notwendige Klarheit verschaffen. Immerhin glauben wir anhand der Markscheidenbilder und der Schilderungen von Huber und Crosby (1929) und von Schröder (1911) die Lamina frontalis superior beim Sperling (Star) mit der Unterwulstlamelle beim Huhn identifizieren zu dürfen. Sie gilt als Grenze zwischen Hyperstr. ventrale und Hyperstr. dorsale und ist deshalb für den Vergleich als topographischer Anhaltspunkt wichtig.

In diesem Zusammenhang sei nur ganz kurz auf einen wichtigen Unterschied in der Hirngestaltung von Huhn und Star hingewiesen, der sich anhand des Faserverlaufes ergibt.

Nehmen wir die Unterwulstlamelle (Lamina front. superior) als seitliche und untere Begrenzung der Unterwulstregion (Schröder 1911) oder als trennende Faserschicht zwischen Hyperstr. ventrale und dorsale (Huber und Crosby 1929), so ergeben sich aus dem recht verschieden

gerichteten Verlauf dieser Lamelle für das Vorderhirn von Huhn und Star andere räumliche Verhältnisse. Beim Star beginnt diese Lamelle, die beim Huhn etwas mächtiger entwickelt ist, am obern Ventrikelende. Von da verläuft sie in horizontaler Richtung oder sogar leicht ventralwärts gewendet an die laterale Hirnoberfläche. Sie grenzt nach oben eine schmale Hirnpartie ab, die bis auf die Mitte der Hemisphäre hinabreicht. Beim Huhn dagegen beginnt die Unterwulstlamelle unterhalb des obern Ventrikelendes, ungefähr in zwei Drittel Höhe des Ventrikels. Von da zieht sie, in einem Winkel von 45° zur Sagittalebene, an die obere Hirnperipherie. Damit wird die oberflächliche Ausdehnung der Unterwulstregion gegenüber den Verhältnissen beim Star um die Hälfte reduziert. Dagegen greift sie beim Huhn viel tiefer in den Streifenkörper hinein. Daraus resultieren wesentliche Unterschiede in der Lagerung der Hyperstriata ventrale, dorsale und accessorium.

Huber und Crosby (1929) unterscheiden im Hyperstriatum einen ventralen und einen dorsalen Anteil, die vom Hyperstr. accessorium überlagert werden. Das Hyperstr. ventrale wird unten von der Lamina hyperstr. gegen das Neostr. begrenzt. Sein medialer Teil grenzt an die Ventrikelwölbung. Die oben genannten Autoren unterscheiden ein Hyperstr. ventro-ventrale und dorso-ventrale. Das erstere zeichnet sich durch die parallele Lagerung nach aussen verlaufender Markfasern aus, währenddem das letztere von einem Fasernetz durchzogen ist. Doch ist diese Gliederung besonders in früh-postembryonalen Stadien nicht immer leicht festzustellen. Das Hyperstr. ventrale beschränkt sich mehr auf die hintere Zone und reicht nach vorn bis auf die Höhe des rostralen Endes der Lamina hyperstr. Das Hyperstr. dorsale erstreckt sich bis an die ventro-rostrale Hirnbasis. Seitlich gelangen Fasern aus dem Neo- und dem Ectostriatum in seinen vordersten Bereich. Ebenso steht es dort in Verbindung mit dem Fasersystem der Lamina front. superior.

Das Hyperstr. accessorium bildet den dorsalen Abschluss des Basalganglion. Es liegt knapp unter der Oberfläche und wird nach unten durch die Lamina frontalis suprema vom Hyperstriatum dorsale getrennt. Es nimmt einen grossen Teil des Sagittalwulstes ein. Die Markscheidenbildung in diesem Gebiet wurde im Zusammenhang mit dem Tr. septomesenc. früher besprochen.

Im Hyperstriatum des Huhns finden wir die ersten Markscheiden am 23. E-Tag (3. pe-Tag), beim Star am 29. E-Tag (17. pe-Tag). Die ersten Myelinfasern gehören bei beiden der Lam. front. superior (Unterwulstlamelle) an, die im Anschluss an die Capsula interna frontalis (Tr. quinto-frontalis-Neostr. frontale) myelinisiert werden und im Hyperstr. dorsale nach vorn und schräg oben verlaufen. Der anfängliche Myelinisations-Rückstand von 6 Tagen beim Star wird rasch aufgeholt. Bei ihm finden wir bereits am 32. E-Tag Markfasern vom untern Ende der Lam. front. superior bis zum

Ventrikel, was beim Huhn erst zwischen dem 40.—50. E-Tag der Fall ist. Gleichzeitig mit dieser Lamelle werden auch Fasern im rostralen Teil des Hyperstr. dorsale und accessorium markhaltig. Auch hier wird der anfängliche Rückstand vom Star nach ungefähr 8—10 Tagen eingeholt.

Beim Huhn sind am 5. pe-Tag Fasern im Hyperstr. markhaltig geworden, die aus dem Ectostr. durch das Neostr. zu ihm gelangen. Am 30. pe-Tag finden wir bei ihm im periventrikulären System die ersten Markfasern, beim Star am 25. pe-Tag. Ebenso sind beim Star die ersten Markscheiden im Hyperstr. ventrale (ventro-ventrale) erschienen, die von der Lam. hyperstr. zur Lam. front. superior ziehen. Der dorsale Anteil des Hyperstr. und das ihm aufliegende Hyperstr. acc. in der Gegend der Lam. front. suprema wie auch der laterale Bereich des Hyperstr. ventr. sind ohne Markscheiden. Wir finden sie dort erst am 30. pe-Tag. Am 40. pe-Tag sind im Hyperstr. dorsale und acc. die ersten Markfasern der Lam. suprema gebildet. Beim Star dürfte der Endzustand zwischen dem 60. und 80. E-Tag nahezu verwirklicht sein, was für das Huhn sicher erst viel später zutrifft. Näheren Aufschluss werden wir darüber erst erhalten, wenn es möglich sein wird, die Wachstumsverhältnisse der Markfasern quantitativ zu erfassen.

F. VERGLEICH DES MYELINISATIONSVERLAUFES BEI HÜHNER- UND SPERLINGSVÖGELN

Bevor wir zur Besprechung der Markscheidenbildung übergehen, soll hier kurz der Verlauf des Hirnwachstums behandelt werden, das von Portmann (1942) und Sutter (1943) bei Phasianiden und Passerinen in quantitativer Hinsicht eingehend untersucht worden ist. Erst wenn wir diese Vorgänge einigermassen überblicken, wird uns der Differenzierungsvorgang, die Markscheidenbildung, als Komponente der Gesamtentwicklung des Vogelhirns verständlich.

Das embryonale Hirnwachstum kann bei Hühnern und Sperlingsvögeln gleicher Körpergrösse zeitlich ziemlich gleichartig verlaufen. Beispielsweise sind die Gehirne von Wachtel und Star am 13. e-Tag gleich gross und stimmen auch in den Proportionen der Hirnteile überein. Entsprechend der um ein Drittel kürzeren Brut-

zeit der Passerinen ergibt sich somit für diese am Schlüpftag ein Gehirn, das ungefähr demjenigen eines Hühnervogelembryos am Ende des 2. Drittels der Brutzeit entspricht. Ganz anders verhält es sich mit dem Körperwachstum; bis zum 13. e-Tag (Schlüpftag) baut der Star einen mehr als doppelt so schweren Körper auf als die Wachtel, woraus sich ergibt, dass am Ende der Embryonalzeit das Gehirn im Vergleich zur Körpergrösse verhältnismässig gering entwickelt ist.

Die Hühnervögel schlüpfen mit einem sehr weit entwickelten Gehirn, was mit der Beweglichkeit und weitgehenden Selbständigkeit des Nestflüchterkükens zusammenhängt. Ein sehr intensives Wachstum während der Embryonalzeit sorgt für die Erreichung dieses Zieles. Nach dem Schlüpfen nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit des Gehirns stark ab, und erst nach einer über Monate sich ausdehnenden postembryonalen Entwicklungszeit wird relativ spät das Endgewicht erreicht.

Der frisch geschlüpfte Sperlingsvogel besitzt hingegen ein sehr kleines, wenig differenziertes Gehirn, dafür einen stark entwickelten Stoffwechselapparat, und ist in seiner Hilflosigkeit ganz auf die Elternvögel angewiesen. Erst nach dem Schlüpfen erfährt das Gehirnwachstum eine starke Beschleunigung. Der Aufbauprozess verläuft in der Praejuvenilzeit derart rasch, dass der knapp dreiwöchige Jungstar beim Ausfliegen über ein fast ausgewachsenes Gehirn verfügt.

Auf Grund der Veränderungen des Trockensubstanz- und des Stickstoffgehaltes im Vogelhirn während seines Wachstums, glaubte Sutter (1943) auch Rückschlüsse auf die Differenzierungsvorgänge ziehen zu dürfen. Die Zunahme des Trockensubstanzgehaltes wurde in der Hauptsache als Fettaufbau, der im Zusammenhang mit der Markscheidenbildung steht, betrachtet. Ein Vergleich der Sperlings- und Hühnervögel ergab äusserst charakteristische Verschiedenheiten zwischen den beiden Gruppen.

Die Vermehrung des Trockensubstanzgehaltes beginnt bei den Hühnervögeln sowohl in zeitlicher Hinsicht als auch in Bezug auf den Stand des Gewichtswachstums relativ sehr früh. Eine starke Förderung erfährt sie im letzten Drittel der Embryonal- und am Anfang der Postembryonalperiode, sodass wir auf den Schlüpftag hin ein in dieser Hinsicht weit entwickeltes Gehirn vorfinden. Am Ende der Praejuvenilzeit liegt bereits ein in Trockensubstanz-

gehalt dem reifen Organ entsprechendes, aber mengenmässig noch 2—3 mal kleineres Gehirn vor.

Dem gegenüber erscheint der Differenzierungsbeginn bei den Passerinen stark verzögert. Der Trockensubstanzgehalt beginnt bei ihnen erst nach dem Schlüpfen und auf einem deutlich späteren Stadium des Gewichtswachstums zuzunehmen. Zudem steigt er anfänglich langsamer an als bei den Phasianiden. Erst in der zweiten Hälfte der Praejuvenilzeit, nach Abschluss des Hauptwachstums scheint im Hinblicke auf das Verhalten des Trockensubstanzgehaltes der Differenzierungsprozess grösseren Umfang anzunehmen.

Es bleibt nun die Frage abzuklären, ob der Trockensubstanzgehalt uns über die relative Menge der in einem Hirnteil vorhandenen Markfasern Aufschluss geben kann. Ist dies der Fall, so kann in der Tat die Vermehrung des Trockensubstanzanteils eines Hirnteiles generell als ein Mass seiner Differenzierung betrachtet werden.

Beim Studium unserer Markscheiden-Schnitte stellen wir fest, dass die Oblongata und damit der grösste Anteil des Stammrestes, nicht nur relativ am meisten, sondern auch die mächtigsten Faserelemente aufweist. Es sind die vielen und grosskalibrigen Fasern des zentralen Längsbündels und der verschiedenen Hirnnerven, die sich als überaus mächtige und sehr markreiche Fasersysteme abzeichnen und diesem Hirnteil das eigentliche Gepräge verleihen. Dazu kommt ein dichtes Markfasernetz feinerer Elemente verschiedener anderer Systeme und Bahnen. In den Hemisphären dagegen treffen wir ganz andere Verhältnisse an. Die Markscheiden sind in diesem Hirnteil viel lockerer gelagert. Stärkere Bündel gehen einzig vom Brachium aus. Sie lösen sich aber bereits im Archi- und Paläostriatum auf. Einige weitere Anhäufungen von Myelin auf kleinem Raum finden wir noch in den wenigen Lamellen des Streifenkörpers. Die Fasern selbst sind sehr viel feiner, die gröbsten unter ihnen kaum ein Drittel so stark wie diejenigen der Oblongata. Im Bereiche des Olfactorius und auch im hintern Anteil des Neostriatum ist der Streifenkörper äusserst markarm. Die Corpora bigemina zeigen gewisse Aehnlichkeiten mit dem Stammrest, besonders in Bezug auf die Dichtigkeit des Markfasernetzes. Vom Diencephalon und von der Oblongata verlaufen starke Faserbündel in ihr Inneres, wo sie an der Bildung des mächtig entwickelten Marklagers, das napfförmig über dem Nucl. mesencephalicus late-

ralis liegt, Anteil nehmen. Diese massige Marklamelle lockert sich peripheriewärts immer mehr auf, ähnlich wie dies auch in den Lamellen des Kleinhirns der Fall ist; es entsteht so eine relativ markärmere Zone, die an der Hirnperipherie von der äusserst dichten Lamelle des Tr. opt. marginalis umhüllt wird. Für die Corp. big. ist somit ein recht hoher Lipoidgehalt zu erwarten. Er dürfte demjenigen des Stammrestes nahe kommen, trotzdem die einzelnen Fasern nicht dieselbe Kaliberstärke erreichen. Das Kleinhirn nimmt unter den verschiedenen Hirnteilen in Bezug auf die Faserverteilung eine Sonderstellung ein. Einem mit Markscheiden reich dotierten innern Marklager, das sich in alle Falten hinein erstreckt, schliesst sich eine nach aussen durch die Purkinje'schen Zellen scharf abgegrenzte, relativ markarme Schicht an. Ausserhalb dieser Zellschicht fehlen die Markscheiden meist vollständig, sodass sich eine breite, marklose Rindenschicht abzeichnet.

Vergleichen wir diese histologischen Befunde im Adulthirn mit dem von Sutter (1943) in den verschiedenen Hirnteilen gefundenen Trockensubstanzgehalt, so stellen wir Uebereinstimmung fest. Stammrest und Corpora bigemina zeigen relativ hohen, Kleinhirn und Vorderhirn wesentlich geringeren Trockensubstanzgehalt. Auf die Besonderheit des Kleinhirns in der Verteilung der Markfasern ist bereits hingewiesen worden. Mit seinen überaus starken Faserkalibern (vom gleichen Durchmesser wie im Stammrest) und anderseits mit seiner markfreien Rindenzone nähert es sich mengenmässig den Verhältnissen im Vorderhirn, obschon die beiden Hirnteile so verschieden strukturiert sind.

Wie wir später sehen werden, finden wir nicht nur im Adulthirn zwischen Markscheidenanteil und Trockensubstanzgehalt grosse Uebereinstimmung. Auch der Differenzierungsverlauf in der Ontogenese des Gehirns deckt sich weitgehend mit den von Sutter (1943) auf Grund des Trockensubstanzgehaltes vermuteten Verhältnissen.

Es soll nun versucht werden, an Hand unserer morphologischen Untersuchungen, das Wesen der Differenzierung in der Entwicklung des Vogelhirns und seiner einzelnen Teile schärfer zu fassen als es durch die rein quantitative Analyse möglich war. Die Verschiedenheiten der Hühner- und Sperlingsvögelontogenesen dürften bei der Betrachtung des Differenzierungsvorganges einzelner Fasersysteme besser sichtbar werden, wie am Beispiel von Huhn und Star gezeigt werden soll.

a) *Allgemeines.*

Die Myelinisation beginnt am 11. e-Tag, im hintersten Teil der Oblongata und erfasst nachher die übrigen Hirnabschnitte in caudo-rostraler Richtung in folgender Reihenfolge: Kleinhirn, Mittelhirn (Corp. big.), Zwischen- und Vorderhirn.

Der Stammrest darf gemeinhin als Myelinisationszentrum angesehen werden. Die ersten Markscheiden der andern Hirnteile gehören zu Fasersystemen, die schon vorher im Stammrest myelinisiert wurden und deren Differenzierung in die übrigen Hirnteile hinaus einfach weiter verläuft, sei es von der Oblongata aufwärts ins Kleinhirn und in die Corp. big. oder vom Diencephalon ins Vorderhirn. Auch im Stammrest selbst ist eine caudo-rostrale Differenzierungsrichtung deutlich wahrzunehmen, z. B. im zentralen Längsbündel. Nicht lagegemäss differenzieren sich in dieser Hinsicht die in der Oblongata ihren Ursprung nehmenden Hirnnerven (siehe hierüber Abschnitt A).

Die zuerst auftretenden Markfasern erwiesen sich stets als diejenigen Elemente, welche im Adultzustand die gröbsten Kaliber erreichen. Die von uns untersuchten Fasersysteme mit feinern Elementen, welche meist nicht in direkter Verbindung mit der Oblongata stehen, erhalten ihr Mark später. Im Diencephalon, wo die Myelinisation an Bündeln mit feinen und groben Fasern beobachtet wurde, finden wir eine Anzahl solcher Beispiele. Die dicken Fasern der hintern Kommissur, die im zentralen Längsbündel nach hinten ziehen, werden bei Star und Huhn 6 Tage vor den feinen Elementen einiger epithalamischer Fasersysteme (Taenia thalami und Tr. habenulo-peduncularis) myelinisiert. Dasselbe lässt sich auch im Vorderhirn sehr gut feststellen.

Ein Vergleich des Differenzierungsbeginns mit dem jeweiligen Stand des Gewichtswachstums zeigt uns, dass die ersten Markscheiden in den verschiedenen Hirnteilen auf ganz verschiedenen Wachstumsstadien auftreten können. Siehe Tab. 1.

Im Stammrest erscheinen die ersten Markscheiden auf einem ziemlich frühen Wachstumsstadium. Die ganze Entwicklung des Stammrestes ist charakterisiert durch einen stetigen, lang andauernden Verlauf bei gleichmässigem Absinken von Wachstums- und Myelinisationsgeschwindigkeit. Die Kurvenbilder (Fig. 33—40) über das Wachstum des Faserkalibers des Trochlearis geben uns eine gute Vorstellung über den Myelinisationsprozess im Stammrest.

Tabelle 1.

	Huhn		Star	
	erste Markscheiden	Frischgew. in % des Adultgew.	erste Markscheiden	Frischgew. in % des Adultgew.
Stammrest	11. e-Tag	10	11. e-Tag	14
Corp. big.	15. e-Tag	26	5. pe-Tag	43,5
Kleinhirn	13. e-Tag	5	3. pe-Tag	15
Hemisphären . .	15. e-Tag	13	9. pe-Tag	51

Die Angaben über das Frischgewicht sind den Tabellen IV, X und XI der Arbeit Sutter (1943) entnommen.

Relativ früher als im Stammrest erscheinen die ersten Markscheiden im Kleinhirn. Schon kurz vor und während der grössten Wachstumsintensität ist auch die Myelinisation in den Entwicklungsverlauf eingeschaltet. Wenn das Kleinhirn des Huhns am 4. pe-Tag gewichtsmässig adultähnliche Proportionen erreicht hat, gelangt bereits eine grosse Zahl von Myelinfasern an die Purkinje'sche Zellschicht. Die meisten Fasern dürften um diese Zeit ihren Myelinmantel erhalten haben. Die spätere Markzunahme steht im Zusammenhang mit dem Dickerwerden der Fasern. Die Myelinisation ist im Kleinhirn auf eine viel kürzere Zeitspanne zusammengedrängt als im Stammrest. Nach ungefähr 3 Monaten finden wir in den Grössenverhältnissen der verschiedenen Faserkaliber beim Huhn die endgültigen Werte erreicht (siehe Fig. 39).

In den Corp. big. erscheinen die Markfasern relativ spät. Die Myelinisation verläuft ähnlich wie im Stammrest, stetig und langsam und dürfte nach ungefähr 9 Monaten zum Abschluss gelangen (Sutter 1943).

In den Hemisphären des Huhns setzt die Myelinisation relativ früh ein, fast auf demselben Wachstumsstadium wie beim Stammrest. Myelinisation und Wachstum des Vorderhirns zeigen aber auch eine gewisse Aehnlichkeit mit den Vorgängen im Kleinhirn, gekennzeichnet durch eine, nach relativ kurzer Zeit beendete Gesamtentwicklung.

Bevor wir zum Vergleich der Markbildung bei Huhn und Star übergehen, muss kurz auf einige Unzulänglichkeiten eines solchen Unternehmens hingewiesen werden. Die Schwierigkeiten dieses

Vergleiches sind bedingt durch die ungleichen Körpergrössen von Huhn und Star und deren verschieden lange Brutzeiten. Da es aber möglich ist, die auf ungleiche Entwicklungszeit und verschiedene Körpergrössen zurückzuführenden Abweichungen von der Gruppennorm einigermassen abzuschätzen, dürfte uns jedoch auch die Gegenüberstellung der Hirnentwicklung von Star und Huhn Aufschlüsse von allgemeiner Bedeutung geben. Bei kleinern Formen ist das Gehirn am Schlüpftag relativ grösser, die Embryonal- und Postembryonalzeit kürzer und das Wachstum intensiver als bei grösseren Formen.

b) *Vergleich der Schlüpfstadien.*

Der nach einer zwölf bis dreizehntägigen Brutzeit schlüpfende Star besitzt ein Gehirn mit noch ausgesprochen embryonalen Merkmalen. Die wenigen vorhandenen Markscheiden beschränken sich auf den Stammrest, wo wir sie in den Fasersystemen des zentralen Längsbündels und der Hirnnerven (ausgenommen mesencephalische Trigeminuswurzel) vorfinden. Das Hirn des Huhns dagegen ist auf diesem Entwicklungsstadium schon wohl proportioniert, dem Adulthirn der Form nach sehr ähnlich, wenn auch noch bedeutend kleiner. Auch das Markscheidenbild zeigt einen weit fortgeschrittenen Ausbildungsgrad. Im Stammrest finden wir dieselbe Anordnung der Markfasern wie im Adulthirn, wenn sie auch an Dicke und Zahl hinter diesem noch zurückstehen. In den Corpora bigemina ist nur noch ein verschwindend kleiner Teil marklos; kurze Zeit später sind auch dort die vorher noch fehlenden, wenigen feinen Markfasern gebildet. Am Schlüpftag finden wir viele Markfasern im Chiasma des Opticus, und auch der Tr. opticus marginalis weist viel Myelin auf. Im Kleinhirn reichen die Markfasern in den einzelnen Falten, ausgenommen im Lobus medius, bis zu ihren Endstellen, der PURKINJE'schen Zellschicht. Einzig in den Hemisphären ist die Differenzierung noch relativ weit vom Endstadium entfernt. Gut entwickelt sind auch dort die aus dem Diencephalon austretenden Faserzüge des Brachium. Sie bilden im Paläostriatum ein dichtes Fasernetz, das sich in der Lamina medullaris dorsalis zu einer zarten Lamelle verdichtet. Im darüber liegenden Paläostriatum augmentatum und in der Lamina medullaris dorsalis ist die Differenzierung bedeutend weniger weit fortgeschritten. Weiter finden wir Mark im Ectostriatum, in Form eines dürftig ausgebildeten

Netzes. Im Archistriatum steht die Markreifung ungefähr auf derselben Stufe wie im Paläostriatum augmentatum. Der Fächer des Tr. septo-mesencephalicus ist in seinem caudalen Drittel myelinisiert, in seinem übrigen Bereiche aber noch marklos.

In diesem Zusammenhang sei noch auf einen kleinen Unter

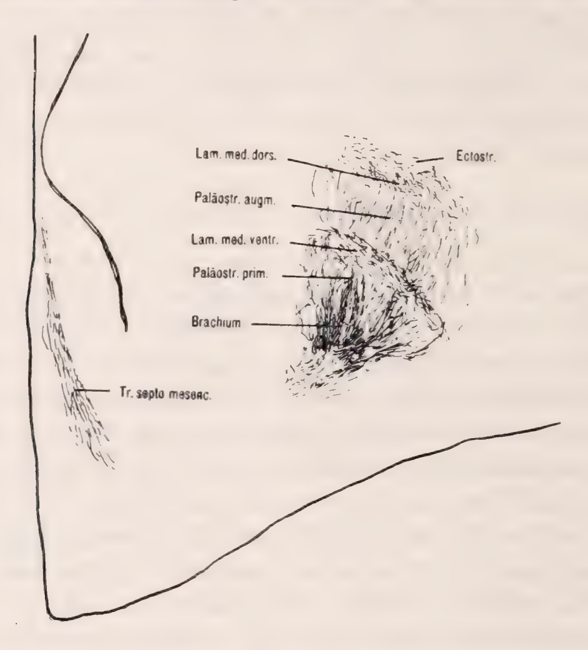


Fig. 25.
Huhn am Schlüpftag (21. e-Tag). Frontalschnitt rechte Hemisphäre. Vergr. 1 : 15.

schied im Differenzierungsgrad bei Huhn und Wachtel am Schlüpftag aufmerksam gemacht. Das am 2.—3. pe-Tag von uns untersuchte Wachtelhirn lässt darauf schliessen, dass die Myelinisation der Hemisphären am Schlüpftag gegenüber dem Huhn ungefähr zwei Tage im Rückstand ist. Anderseits ist die Myelinisation im Stammrest am Schlüpftag etwas weiter gediehen als beim Huhn. Aber nicht nur die Differenzierung, auch das Wachstum der Wachtelhemisphären ist nach den Beobachtungen von Sutter (1943) am Ende der Embryonalperiode gegenüber den andern Hühnervögeln etwas im Rückstand (Fig. 25 u. 26).

Der Vergleich der Schlüpfstadien von Star und Huhn ist aber nur gerechtfertigt, wenn die Verhältnisse beim Star auch für andere

Sperlingsvögel und beim Huhn auch für andere Hühnervögel Geltung haben; denn es ist uns darum zu tun, die typischen Verhalten der beiden Gruppen herauszuarbeiten. Es wäre nun denkbar, dass der ungleiche, am Schlüpftag erreichte Entwicklungsgrad durch die verschieden lange Brutzeit von 13 Tagen beim Star und 21 Tagen beim Huhn bedingt wäre und somit nicht als grundsätzlicher Unter-

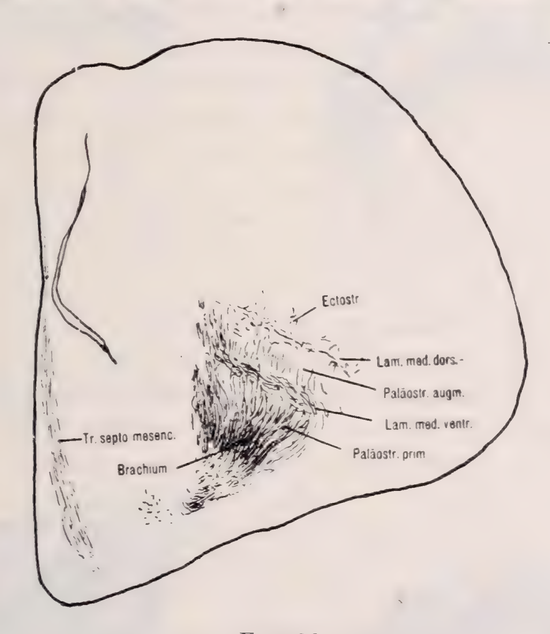


Fig. 26.
Wachtel am 2.-3. pe-Tag. Frontalschnitt rechte Hemisphäre. Vergr. 1 : 15.

schied gewertet werden dürfte. Dass dem nicht so ist, haben bereits Portmann (1942) und Sutter (1943) dargelegt. Auch wir kommen durch Vergleich einiger Formen mit verschieden langer Brutzeit zum gleichen Ergebnis. Für den Vergleich mit dem Star steht uns eine Schnittserie einer 1—2 Tage alten Elster zur Verfügung, für den Vergleich mit dem Huhn eine Schnittserie einer 2—3-tägigen Wachtel. Beide, Wachtel und Elster, schlüpfen nach einer siebzehntägigen Brutzeit, die Elster vier Tage später als der Star, die Wachtel fünf Tage früher als das Huhn. Unbekümmert um die ungleich lange Embryonalzeit schlüpfen Star und Elster einerseits, Wachtel und Huhn anderseits mit einem gleichartig myelinisierten Gehirn (siehe Fig. 27-30). Entscheidend für den

Stand der Markscheidenentwicklung am Schlüpftag von Elster und Star, Wachtel und Huhn.

Frontalschnitte auf der Höhe des Octavus.

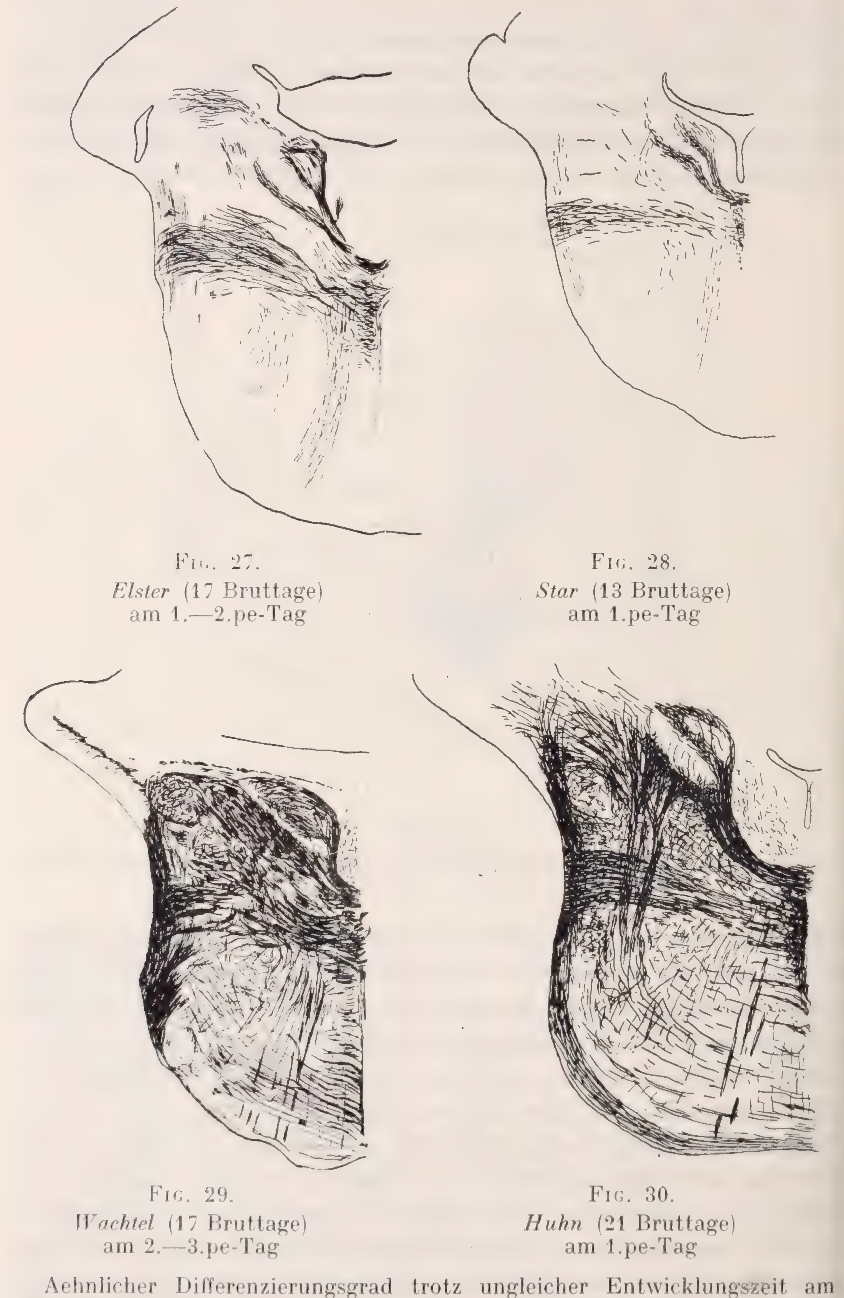


Fig. 27.
Elster (17 Bruttage)
am 1.—2.pe-Tag

Fig. 28.
Star (13 Bruttage)
am 1.pe-Tag

Fig. 29.
Wachtel (17 Bruttage)
am 2.—3.pe-Tag

Fig. 30.
Huhn (21 Bruttage)
am 1.pe-Tag

Aehnlicher Differenzierungsgrad trotz ungleicher Entwicklungszeit am Schlüpftag bei Wachtel und Huhn einerseits, anderseits bei Star und Elster.

Grosse Verschiedenheit dagegen zwischen Hühnervögeln (Wachtel und Huhn = Nestflüchter) und Sperlingsvögeln (Star und Elster = Nesthocker) am Ende der Embryonalzeit.

Differenzierungsverlauf in der Embryonalperiode ist also die Gruppenzugehörigkeit; die Brutzeit spielt in diesem Falle eine geringere Rolle. Damit sind die Voraussetzungen für einen Vergleich von Huhn und Star gegeben.

c) *Verlauf der Myelinisation.*

Ueber das Auftreten der ersten Markscheiden bei Huhn und Star orientiert Tab. 1. Beim Vergleich der beiden Formen möchten wir die Aufmerksamkeit besonders auf den Umstand lenken, dass beim Star die Myelinisation auf einem wesentlich späteren Stadium des Gewichtswachstums einsetzt als beim Huhn. Bezeichnenderweise kommt diese Erscheinung am auffälligsten im Hemisphärenwachstum zum Ausdruck. Etwas geringer, aber immer noch sehr bedeutend ist die Differenz beim Cerebellum und bei den Corpora bigemina, während der Stammrest bei beiden Formen ungefähr auf demselben Entwicklungsstadium die ersten Markscheiden zu erhalten scheint. Diese Befunde weisen auf einen ausserordentlich charakteristischen Unterschied zwischen dem Entwicklungsmodus der Nestflüchter und der Nesthocker hin. Bei den erstern beginnt die Gewebedifferenzierung frühzeitig und erreicht am Schlüpftag, lange bevor das Organ ausgewachsen ist, einen sehr hohen Stand. Das Nesthockergehirn dagegen bleibt länger auf einem verhältnismässig undifferenzierten Zustand stehen, wächst dabei aber sehr rasch heran, um dann die funktionelle Reife fast gleichzeitig mit dem Abschluss des Gewichtswachstums zu erlangen.

Den Verlauf der Myelinisation bei Huhn und Star zu vergleichen ist mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, da es nicht leicht ist, die fortschreitende Ausbildung und Verdichtung der Markfaserung in eindeutig charakterisierte Stufen zu zerlegen. Dies gilt in besonderem Masse für das spätere Wachstum, wenn die unterscheidbaren Faserzüge myelinisiert sind und sich nur noch Kaliber und Faserzahl vom Adultzustand unterscheiden. Allein für die relativ markarmen Hemisphären ist es auch in der spätern Praejuvenilzeit noch möglich die räumliche Weiterentwicklung in der Myelinisierung einzelner Fasersysteme zu verfolgen. Für sie können deshalb bei Star und Huhn einigermassen gleichwertige, wirklich vergleichbare Ausbildungsstufen zeitlich ziemlich genau fixiert werden. Für die übrigen Hirnteile mussten wir uns zur Beurteilung des Myelinisationsgrades vom Gesamteindruck des Markscheidenbildes leiten

lassen. In einigen Fällen war es uns immerhin möglich, auch in diesen Hirnteilen das Erscheinen neuer Markscheiden zu sehen, wodurch die Bestimmung entsprechender Differenzierungsstadien erleichtert wurde.

Ueber den Entwicklungsstand des Gehirns am Schlüpftag und den gewaltigen Unterschied zwischen Nesthocker und Nestflüchter ist bereits ausführlich berichtet worden (Seite 185). Der ganze Differenzierungsprozess, der beim Huhn in die Embryonalperiode fällt, ist beim Star in die Praejuvenilzeit verlegt. Suchen wir beim Star nach dem Zeitpunkt, zu welchem ein dem Schlüpfstadium des Hühnchens entsprechendes Markscheidenbild auftritt, so ergibt sich die eigenartige Tatsache, dass dieses charakteristische Entwicklungsstadium hier in der gleichen Form gar nicht ausgebildet wird.

Tabelle 2.

	Am Schlüpftag aufgebautes Frischgewicht in % des Adultgewichtes		Dem Schlüpftag des Huhns entsprechender Differenzierungsgrad	
	Huhn	Wachtel	beim Star am:	bei einem Frischgewicht in % des Adultwertes von:
Stammrest . . .	27	43,2	9. pe-Tag	72
Corp. big.	32	46,7	11. pe-Tag	82
Kleinhirn	23	37,0	12. pe-Tag[1]	91
Hemisphären . .	20,5	28,0	17.—19. pe-Tag	98

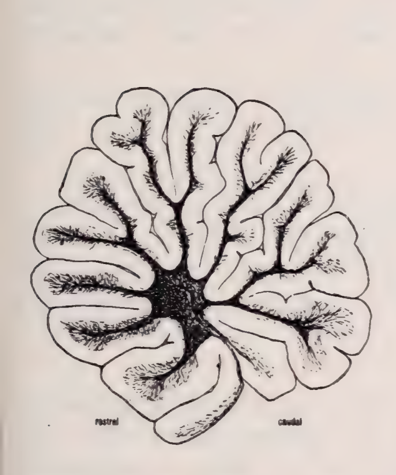
[1] Siehe Fig. 31 und 32.

Die einzelnen Hirnteile erreichen nämlich die dem schlüpfenden Nestflüchterküken vergleichbare Entwicklungsstufe zu verschiedener Zeit und zwar in der Reihenfolge:

Stammrest
Corpora bigemina
Kleinhirn
Hemisphären

Weiterhin zeigt Tab. 2 den bedeutenden Grössenunterschied zwischen den Gehirnen von Huhn und Wachtel einerseits und demjenigen des Stars anderseits, während das Markscheidenbild in

beiden Fällen dasselbe ist. So sind die Hemisphären des Stars, wenn am Ende der Praejuvenilzeit das Differenzierungsstadium des schlüpfenden Huhns verwirklicht ist, beinahe ausgewachsen, nur das Trockengewicht steigt in der Folge noch etwas an. Es scheint, dass die letzte Phase der Myelinisation bei den Nesthockern wesent-



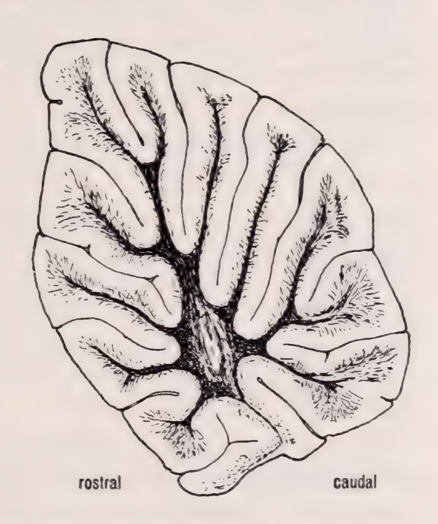


Fig. 31.
Huhn am 21. e-Tag.

Fig. 32.
Star am 12. pe-Tag.

Sagittalschnitt durch Kleinhirn. Vergr. 1 : 8.
Der Myelinisationsgrad im Kleinhirn des schlüpfenden Huhnes ist beim Star am 12. pe-Tag erreicht.

lich rascher verläuft als bei den Nestflüchtern, wohl im Zusammenhang damit, dass bei den letzteren das Gehirn noch wächst, bei den ersteren aber fast oder ganz ausgewachsen ist. Besonders deutlich zeigen das die Hemisphären des Stars: 4—5 Wochen nach dem Ausfliegen (50. pe-Tag) unterscheiden sich die Schnitte kaum mehr von den adulten Hemisphären; sicher ist die überwiegende Mehrzahl der Markfasern voll ausgebildet. Beim Huhn dagegen dürfte die Myelinisation erst um den 100.—130. pe-Tag den gleichen Stand erreicht haben.

G. KALIBERMESSUNGEN VON MARKFASERN

Wie wir gesehen haben, war es uns nur solange möglich, die Markscheidenbildung differenziert zu beobachten bis ihre räumliche Entwicklung mehr oder weniger abgeschlossen erscheint. Wohl können wir auch nachher noch eine zahlenmässige Vermehrung, verbunden mit einem Dickerwerden der Markfasern feststellen: vergleichbare Werte sind aber auf diesem Wege nicht mehr zu erhalten.

Aus diesem Grunde suchten wir nach einer Methode, die das Wachstum bis zu seinem Abschluss möglichst genau erfasst. Das Messen der Kaliber von Markfasern auf verschiedenen Entwicklungsstufen verschaffte uns den erwünschten Einblick in die Weiterentwicklung bestimmter, von uns ausgewählter Faserzüge. Wir beschränkten uns dabei auf besonders markante Nervenbündel, die auf den vorhandenen Schnittserien günstige Bilder quer getroffener Fasern lieferten.

Bei den Messungen gingen wir so vor, dass wir die gewünschte Stelle des Schnittbildes durch ein Prisma auf ein Papier projizierten und mit Tusche die verschiedenen Faserquerschnitte an ihrem Aussenrande nachzeichneten. Mit einem Objektmikrometer stellten wir die dabei gewonnene Vergrösserung fest, massen mit einer Schublehre auf $^1/_{10}$ mm genau die verschiedenen Querschnitte und rechneten die erhaltenen Werte in μ um. Zufolge der dicken Schnitte (30—35 μ) war es nicht immer leicht, scharfe Umrisse der Markscheidenfasern zu erzielen. Recht oft trübten auch länglich getroffene Fasern das Schnittbild.

Nicht gemessen wurden Querschnitte, die auf die blasenartigen, trichterförmig erscheinenden Anschwellungen kleiner Fasern fielen. Diese Bläschen stellten wir bei fast allen Fasersystemen an dünnen Elementen fest und zwar bei allen Entwicklungsstadien, auch bei adulten Staren und Hühnern. Oft zeigen sie sich an einer Faser in dichter Folge, wodurch die Faser perlschnurartiges Aussehen bekommt.

Solche quer getroffenen Blasen sind auch auf Querschnitten mit einiger Uebung gut zu erkennen. Sie sind blasser gefärbt und zeigen auf den verhältnismässig dicken Schnitten von 30—35 μ beim Verschieben des Tubus deutliche Trichterform, sodass die Möglichkeit einer Verwechslung mit eigentlichen Faserquerschnitten bei unsern Messungen verschwindend klein ist [1].

[1] Was die Bedeutung dieser Bläschen im Myelinisationsprozess anbetrifft, sei auf die Untersuchungen an jungen Katzen von Otuka (1941) verwiesen. Otuka glaubt, dass es sich dabei um Prämyelin handle, das scheinbar eine

Wir beschränkten unsere Messungen auf Fasersysteme im Stammrest und im Kleinhirn, da in den andern Hirnteilen sich bei Star und Huhn keine vergleichbaren Querschnittsbilder dazu eigneten. Zudem sind in den vordern Hirnteilen die Faserkaliber wesentlich dünner, was die Messungen erschwert hätte, ohne sehr aufschlussreiche Kurvenbilder zu ergeben.

Im ganzen zeichneten und massen wir rund 10.000 Faserkaliber. Je nach Anzahl der vorhandenen Markfasern, die mit zunehmendem Entwicklungsalter fortwährend grösser wird, wurden für frühere Stadien 150—300, für spätere 300—600 Kaliber gemessen. Um vergleichbare Werte zu erhalten, errechneten wir für die verschiedenen Grössenklassen (2—13 μ, meist in Intervallen von 0,4 μ) den Prozentanteil der auf einem Entwicklungsstadium berücksichtigten Gesamtfaserzahl. Die Ergebnisse sind auf den Abbildungen in Kurvenform wiedergegeben.

An Hand dieser Kurvenbilder stellen wir vorerst einmal fest, dass die Kaliber der ausgewachsenen Fasern beim Star etwas feiner sind als beim Huhn. Der Unterschied ist im Vergleich zu demjenigen des Körpergewichtes dieser beiden ungleich grossen Vögel recht gering. Auch bei verschieden grossen Säugern (Ratte, Katze, Rind) wurden von Duncan (1934) ähnliche Verhältnisse gefunden. Bedeutend ist der Unterschied im Faserdurchmesser bei der hintern Kommissur. Die stärksten Fasern dieses Bündels sind beim Huhn mit 11,6 μ fast doppelt so dick wie beim Star, wo sie 6,4 μ messen. Beim Trochlearis und beim Fasc. long. centr. und auch im Kleinhirn beträgt die Differenz im erwachsenen Zustand dagegen nur etwa 2 μ, was ungefähr einem Fünftel des Faserkalibers gleichkommt. Der Anteil der mittelstarken Fasern an der gesamten Faserzahl eines Bündels ist bei Huhn und Star ungefähr gleich gross. So treffen wir beim Huhn rund 30%, beim Star 37% aller Fasern innerhalb einem Durchmesser von 6—6,8 μ. Die dicksten Fasern des Trochlearis messen beim Huhn 12,4 μ, beim Star 10 μ. Aehnliche Proportionen finden wir auch im Fasc. long. centr. Bei der hintern Kommissur sind auch die mitteldicken Faserkaliber beim Star ziemlich viel, d. h. 1 μ kleiner als beim Huhn.

Uebergangsform zwischen den in Auflösung begriffenen Schwann'schen Kernen und dem eigentlichen Mark bilde. Er findet in diesen Bläschen mitunter kleine Kerne mit Kernkörperchen eingebettet und vermutet, dass sie sich auf Kosten der Myelinsubstanz auflösen. Demnach würde die Markscheidenbildung weitgehend von der Schwann'schen Zelle ausgehen. Wir können in diesem Zusammenhang auf diese Untersuchungsergebnisse nicht weiter eintreten, möchten aber auf den Umstand hinweisen, dass Bläschen an feinen Fasern auch im Adultzustand vorgefunden wurden und zwar beim Star wie beim Huhn.

Fasc. long. centr.

Von Frontalschnitten aus Oblongata, knapp caudal des *N. octavus*.

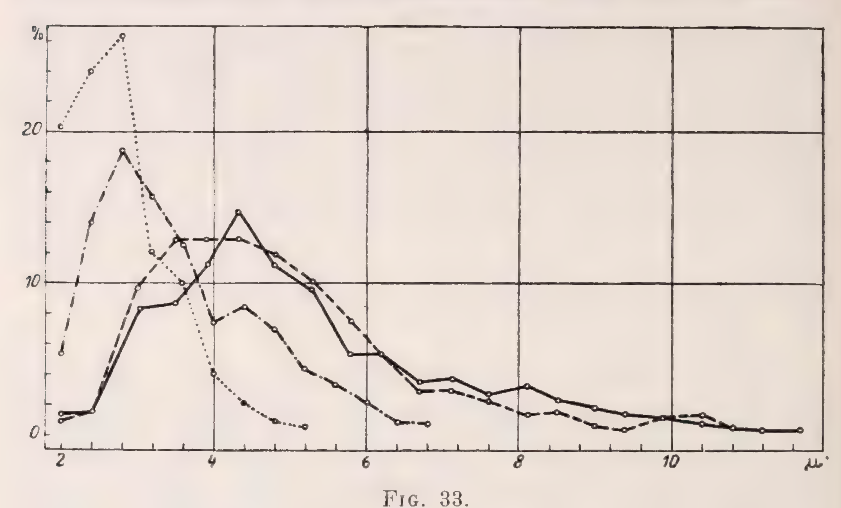


FIG. 33.

Huhn: ...... 21. e-Tag, —·—·—·— 10. pe-Tag, – – – – –, 133. pe-Tag, ———————— adult.

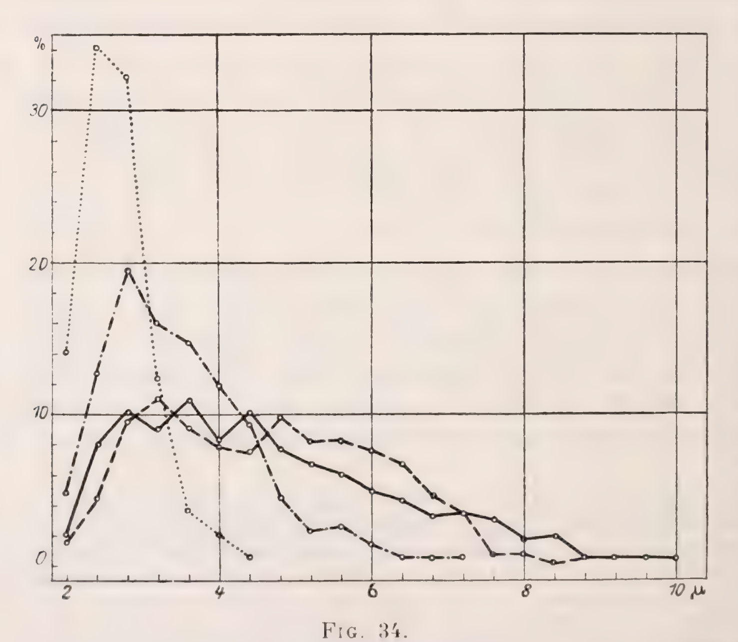


FIG. 34.

Star: .... 7. pe-Tag, —·—·—·— 21. pe-Tag, – – – – – 70. pe-Tag, ———— adult.

N. trochlearis.

Quer getroffen auf seitlichen Sagittalschnitten, wo er als kompaktes Bündel zwischen Oblongata und Kleinhirn liegt.

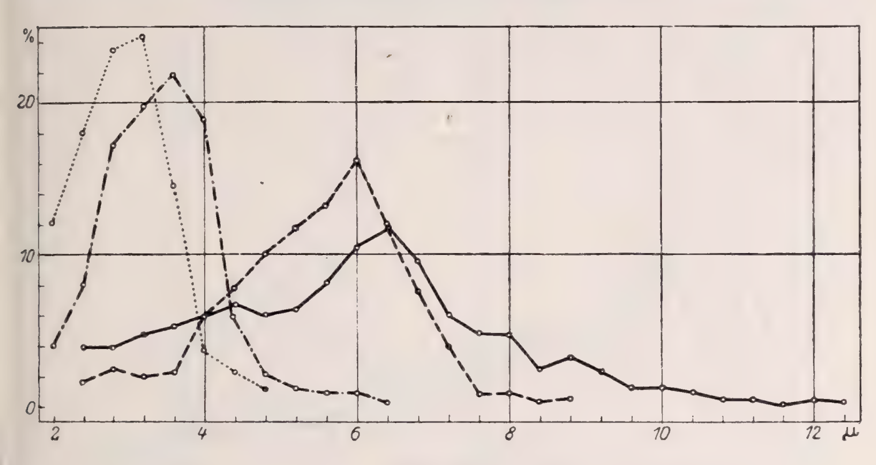


Fig. 35.

Huhn: ..... 21. e-Tag, -·-·-·- 10. pe-Tag, – – – – 102. pe-Tag, ·————— adult.

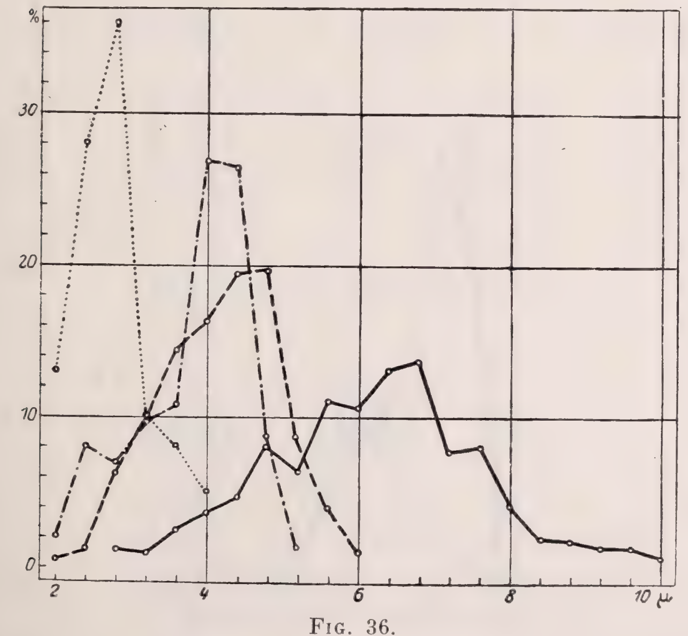


Fig. 36.

Star: ..... 13. pe-Tag, –·–·–·– 20. pe-Tag, – – – – 41. pe-Tag, ————— adult.

Commissura post.

Quer getroffen auf leicht seitlichen Sagittalschnitten, ventro-caudalster Abschnitt mit gröbsten Faserkalibern.

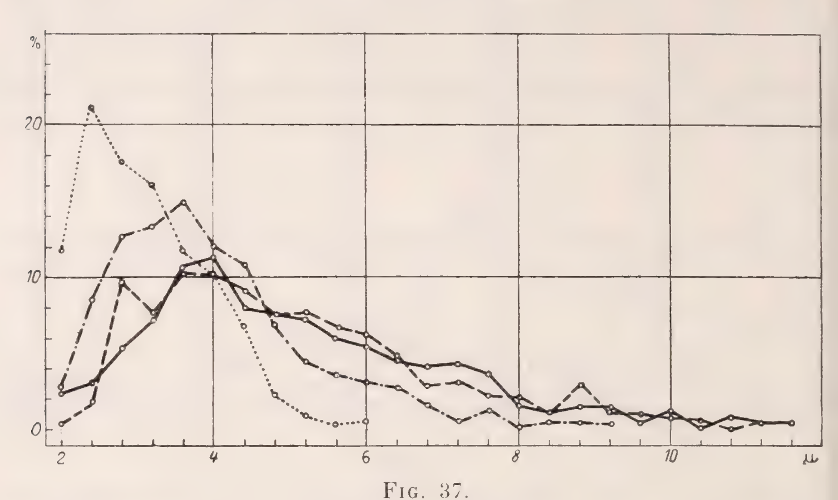


FIG. 37.

Huhn: ..... 20. pe-Tag, .-.-.- 30. pe-Tag, – – – – 100. pe-Tag, ———— adult.

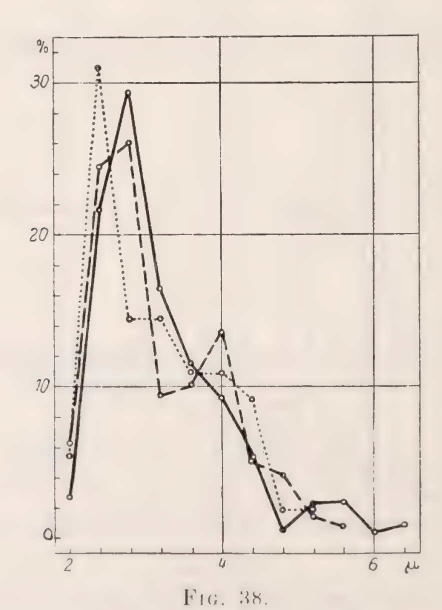


FIG. 38.

Star: .... 25. pe-Tag, – – – – 41. pe-Tag, ———— adult

Kleinhirn.

Auf Sagittalschnitten quer getroffenes Faserfeld, ventro-rostral des Kleinhirnkörpers (zum grössten Teil Elemente des *Tr. spino-cerebellaris*).

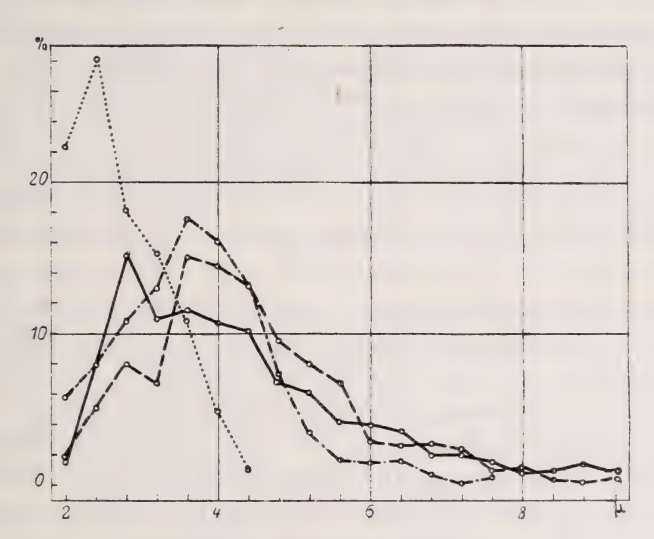


Fig. 39.

Huhn: ..... 10. pe-Tag, —·—·—·— 30. pe-Tag, – – – – 100. pe-Tag, ———— adult.

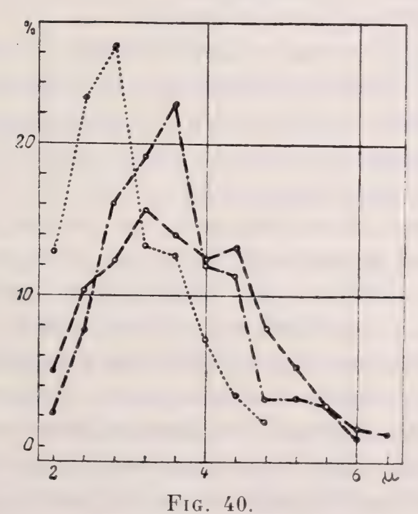


Fig. 40.

Star: ..... 20. pe-Tag, —·—·—·— 25. pe-Tag, – – – – 40. pe-Tag.

Bei der Betrachtung der Kaliberzunahme während des Wachstums fällt uns vor allem die gleichmässige Entwicklungsweise des Trochlearis auf. Wachstum und Differenzierung seiner Faserelemente dehnen sich über eine grosse Zeitspanne aus. Relativ langsam bewegt sich der Kurvengipfel gegen den Adultwert hin. Einige Stichproben bei andern, in der Oblongata liegenden Hirnnerven zeigen, dass sich ihre Entwicklung ähnlich wie beim Trochlearis vollzieht. Die langsame, lang andauernde Zunahme der Trockengewichtssubstanz wie sie von SUTTER (1943) für den Stammrest festgestellt wurde, dürfte zu einem grossen Teil als Ausdruck dieser charakteristischen Entwicklungsweise der Hirnnerven gewertet werden. Mit ihren sehr starken Faserbündeln nehmen sie in diesem Hirnteil in quantitativer Hinsicht eine dominierende Stellung ein.

Vergleichen wir die Wachstums-Verhältnisse bei Huhn und Star, stellen wir grosse Uebereinstimmung fest, was eine relativ gleichartige Entwicklungsweise der Trockengewichtssubstanz im Stammrest zur Folge hat. Die ersten Markscheiden des Trochlearis erscheinen bei Huhn und Star am 13. e-Tag. Beim Huhn finden wir am 21. e-Tag ungefähr denselben Ausbildungsgrad verwirklicht wie am 25. E-Tag beim Star. Wiederum ein ähnliches Kurvenbild erhalten wir zwischen dem 31. und 32. E-Tag dieser beiden Vögel. Nach dem 41. pe-Tag beim Star und dem 102. pe-Tag beim Huhn dürfte bei stetiger Verlangsamung der Entwicklung nach einigen Monaten der Endwert erreicht werden.

In der untern Kommissur (hauptsächlich Tr. spino-cerebellaris) des Kleinhirns verlaufen Myelinisation und Wachstum der Fasern viel schneller als im Trochlearis, was im Einklang mit den Wachstumsuntersuchungen von SUTTER (1943) steht. Beim Star scheint der Endwert in etwas kürzerer Entwicklungszeit erreicht zu sein. Die Kurven vom 25. pe-Tag und vom 40. pe-Tag zeigen einen schon weitgehend ähnlichen Wert in der Verteilung der verschiedenen Grössenverhältnisse der Faserkaliber. Der Endwert dürfte nicht weit vom 40. pe-Stadium entfernt liegen. (Fasermessungen vom adulten Kleinhirn fehlen beim Star.) Aehnliche Verhältnisse finden wir in der untern Kommissur des Hühner-Kleinhirns, wo am 30. pe-Tag die Endwerte der Faserkaliber erreicht sind.

Der Fasc. long. centr. nimmt in seiner Entwicklung eine Mittelstellung ein zwischen Hirnnerven und Kleinhirn. Der Grund hiefür dürfte in der verschiedenwertigen Zusammensetzung seiner Faser-

elemente liegen. Er nimmt Fasern der motorischen Kernsäule aller Hirnnerven (Elemente mit einer stetigen, langsamen Entwicklung), ferner Elemente aus dem Kleinhirn und dem Diencephalon auf (Elemente mit anfänglich beschleunigtem Wachstum und relativ frühem Abschluss). Für unsere Messungen benutzten wir Schnitte, die etwas caudal des VIII. Hirnnerven liegen, wo also alle diese verschiedenartigen Elemente getroffen wurden. Die auf diesem Schnittpunkt im zentralen Längsbündel vorhandenen, verschiedenartigen Fasersysteme bedingen eine Mehrgipfligkeit der Kurve, wie es beim erwachsenen Star besonders deutlich in Erscheinung tritt.

Im Fasc. long. centr. verlaufen bei Star und Huhn Myelinisation und Kaliberwachstum zeitlich recht ähnlich, beim Star um ein weniges schneller. Am 31.—32. E-Tag zeigen die beiden Kurven (–·–·–·) ein ähnliches Bild. Immerhin ist der Star im Hinblick auf den Endzustand etwas im Vorsprung. Seine dicksten Fasern haben mehr als $^2/_3$ des Adultwertes erreicht. Beim Huhn finden wir dagegen erst knapp $^3/_5$ dieses Wertes. Das weitere Dickenwachstum der einzelnen Elemente ist beim Star am 70. pe-Tag nahezu abgeschlossen, beim Huhn dagegen erst um den 130. pe-Tag. Demzufolge dürfte das Wachstum nach dem 31. E-Tag beim Star bedeutend rascher verlaufen als beim Huhn.

Aehnlich wie das zentrale Längsbündel setzt sich auch die hintere Kommissur aus recht verschiedenwertigen Fasersystemen zusammen. Unsere Messungen beschränken sich zum grössten Teil auf die ventrale Partie, also in der Hauptsache auf Fasern, die mit dem zentralen Längsbündel in Verbindung stehen. Aus diesem Grunde ist es nicht verwunderlich, wenn die Messungen zu ähnlichen Ergebnissen führen wie für das Längsbündel. Immerhin stellen wir gegenüber dem Fasc. long. centr. ein merklich rascheres Wachstum fest. Am 30. pe-Tag sind beim Huhn und am 25. pe-Tag beim Star adultähnliche Entwicklungsstadien erreicht. Beim Star verlaufen Myelinisations- und Wachstumsprozess der Kommissurenfasern bedeutend schneller als beim Huhn. Beim Huhn ist der Endzustand um den 100. pe-Tag, beim Star aber schon kurz nach dem 41. pe-Tag verwirklicht. Wir haben schon bei der Betrachtung des Myelinisationsbeginnes wiederholt festgestellt, dass das Diencephalon als Uebergang zum Vorderhirn eine Mittelstellung zwischen Hemisphären und Stammrest einnimmt. Diese Erscheinung wird durch

die Ergebnisse der Kalibermessungen innerhalb der hintern Kommissur bestätigt. Sie ist charakterisiert durch den etwas später als im Stammrest, aber doch früher als im Vorderhirn, beginnenden Differenzierungsprozess einerseits und anderseits durch beim Star relativ merklich rascher verlaufende Markscheidenbildung und Kaliberwachstum als beim Huhn. In dieser Beziehung liegen ähnliche Verhältnisse vor wie in den Hemisphären, wenngleich im Diencephalon noch nicht die im Vorderhirn vorgefundenen grossen zeitlichen Verschiedenheiten zwischen Huhn und Star auftreten.

H. AUF DIE MARKSCHEIDENBILDUNG EINWIRKENDE FAKTOREN

In diesem letzten Abschnitt unserer Arbeit nehmen wir Stellung zu den verschiedenen, in der umfangreichen Literatur vertretenen Auffassungen über phylogenetische, morphologische und physiologische Probleme, die die Markscheidenbildung stellt. Wie wir schon früher erwähnten, ist weder die Beschaffung noch die Verarbeitung unseres Materials im Hinblick auf diese Fragestellung hin unternommen worden. Wir müssen uns deshalb damit begnügen, auf einige Ergebnisse unserer Untersuchungen in diesem Zusammenhang bloss hinweisen zu können.

Wir vermuten sehr, im Vogel gerade für derartige Untersuchungen ein günstiges Objekt gefunden zu haben. Die verschiedenartigen Entwicklungszustände beim Schlüpfen von Nesthocker und Nestflüchter und die damit im Zusammenhang stehende Verhaltensweise kann uns vielleicht Aufschluss geben über Funktionseintritt und Markscheidenbildung bestimmter Fasersysteme. Da der Nesthocker auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium schlüpft, besitzen wir die Möglichkeit, mit der Bildung der ersten Markscheiden auch die volle Entfaltung seiner Verhaltensweise zu beobachten. So können wir feststellen, ob Veränderungen im Benehmen des Jungvogels eventuell im Zusammenhang stehen mit dem Uebergreifen des Myelinisationsprozesses auf weitere Fasersysteme.

In einer sehr ausführlichen Beschreibung markhaltiger Fasersysteme im Gehirn von Anuren und Urodelen nimmt Kreht (1940) Stellung zu den myelogenetischen Gesetzen, die Flechsig auf

Grund seiner mehrere Jahrzehnte dauernden Untersuchungen am menschlichen Gehirn aufgestellt hat. Da sie das zentrale Problem der Markscheidenbildung im Zusammenhang mit der Funktionstüchtigkeit der erregungsleitenden Nervenfasern betreffen, sollen sie hier, wie sie Kreht (1940) aufführt, wiedergegeben werden:

1. Gleichwertige, d. h. in gleicher Weise eingeschaltete Nervenfasern, erhalten ihr Mark annähernd gleichzeitig, verschiedenwertige Systeme in gesetzmässiger Reihenfolge, unter Einhaltung bestimmter Altersstufen.
2. Die Bildung der Markscheiden wiederholt zeitlich ganz allgemein die erste Anlage der Achsenfasern durch die Neuroblasten (Flechsig, His).
3. Die Myelogenese wiederholt auch die phylogenetische Entwicklungsreihe des gesamten Nervensystems entsprechend dem biogenetischen Grundgesetz Haeckel's.

Kreht (1940) erwähnt weiter, dass diesen Gesetzen grösste Zustimmung und ebenso schärfste Ablehnung entgegengebracht wurde. So glaubt z. B. Vogt (zit. n. Kreht), dass zwischen Markscheidenreifung und Funktionseintritt kein Zusammenhang bestehe, dass einzig und allein ihre Dicke für ein frühes oder spätes Erscheinen ausschlaggebend sei. Monakow (zit. n. Kreht) glaubt, einen Zusammenhang zwischen Gefäss- und Markscheidenentwicklung annehmen zu können. Kreht lehnt auf Grund eigener Beobachtungen, die von Flechsig aufgestellten Gesetze als für die Amphibien nicht zutreffend, ab. Ebenso glaubt er, dass weder Monakow noch Vogt mit den von ihnen vertretenen Auffassungen das Richtige treffen. Kreht selbst kommt zu folgenden Ueberlegungen, die wir z. T. wörtlich wiedergeben:

1. Die Myelinisation der Fasersysteme ist bei den Amphibien vorwiegend abhängig von ihrer Lage im Zentralnervensystem, d. h. von der allgemeinen Entwicklung des betreffenden Hirnabschnittes.
2. Bei der Myelinisation homologer Systeme spielt ihr Umfang eine gewisse Rolle.
3. Zusammenhänge zwischen der Phylogenie und Myelogenie sind für einzelne Systeme wahrscheinlich (z. B. frühzeitige Myelinisation des Fasc. long. dorsalis (= centralis).

Szentágothai-Schimert (1941) bringt das zeitliche Erscheinen der Markscheiden in einen sehr engen Zusammenhang mit der Faserdicke und in geringerem Masse auch mit der Faserlänge. Auf Grund seiner Kalibermessungen im menschlichen Gehirn kommt er zum Schluss, dass die Myelinisation eines Fasersystems umso früher eintritt, je dicker und je länger die Fasern sind. Daneben stellt er auch einen gewissen Einfluss der Phylogenie fest, indem phylogenetisch jüngere Systeme später ihr

Mark erhalten als ältere. Er findet, dass zudem der Zeitpunkt der Markscheidenbildung mit dem Beginn der Funktion in irgend einer Beziehung steht.

Duncan (1934) macht das Vorhandensein von Markfasern im Adulthirn ausschliesslich von der Dicke der Axone abhängig. Er stellt fest, dass beim Säuger, unabhängig von seiner Körpergrösse, alle Fasern unter 1 μ Dicke immer marklos, dagegen alle Fasern über 2 μ Dicke immer markhaltig sind. Er weist in diesem Zusammenhang auf die Verzögerung der Markscheidenbildung im Nervus opticus hin, die nach seiner Ansicht eine Folge der Faserkleinheit ist. Seine Elemente erreichen knapp die Myelinisationsgrenze; eine grosse Anzahl wird nie myelinisiert. Wie Duncan (1934) angibt, haben auch andere Autoren (Hinsey 1927, Hines 1931, Strong und Speidel 1932) dieselben Feststellungen gemacht.

Diese wenigen Hinweise auf die Komplexität des Problems sollen genügen. Im übrigen verweisen wir auf das sehr umfangreiche Literaturverzeichnis, das Kreht (1940) seiner Arbeit beifügt. Noch eine Fülle von Material muss gesammelt und verarbeitet werden, bis wir der Lösung dieser Frage näher kommen.

Wenn das zweite Gesetz von Flechsig für die Verhältnisse beim Vogel seine Gültigkeit haben soll, so muss auch bei ihm die Markscheidenbildung zeitlich parallel mit der Entstehung der ersten Nervenfasern durch die Neuroblasten verlaufen. Bok (1915) hat uns mit seinen Untersuchungen am Huhn über die embryonale Bildung des Nervensystems die Möglichkeit verschafft, Vergleiche zwischen dieser ersten Bildungsweise und der von uns ermittelten Markreifung anzustellen. Wir wollen uns dabei auf wenige Beispiele aus dem System der Hirnnerven beschränken.

Bok (1915) gliedert die Hirnnerven in eine viscero-motorische, bzw. sensible und eine somato-motorische Gruppe. Die erste Gruppe setzt sich aus dem IV., V., VII., VIII., IX., X. und XI., die zweite aus dem III., VI., und dem XII. Hirnnerven zusammen. Die somatomotorische Gruppe tritt medio-ventral, die viscero-motorische dagegen latero-dorsal aus dem Stammrest aus. Auch in der Anlage der Nervenfasern verhalten sie sich verschieden, indem bei der somato-motorischen Gruppe die ersten Neuriten nach 3, bei der viscero-motorischen bereits nach 2 Bebrütungstagen gebildet werden. Bei beiden Gruppen beginnt die Entwicklung vorn im Stammrest und schreitet caudalwärts weiter. Am 4. Bebrütungstag finden wir sie überall bis zum Wurzelaustritt. Bok (1915) spricht von Entwicklungswellen, die das Neuralrohr rostrocaudalwärts durchlaufen. Von dieser Entwicklungswelle wird auch der Fasc. long. centr. betroffen, der von Bok (1915) als das älteste Faserbündel bezeichnet wird. Seine Neuriten entstehen als erste im Gehirn, knapp bevor auch diejenigen der Hirnnerven auswachsen.

Bevor wir auf den Vergleich mit der Markscheidenbildung eintreten können, muss nochmals darauf hingewiesen werden, dass Bok (1915)

den Trochlearis zur branchialen Gruppe zählt. Er passt gut in deren Entwicklungswelle hinein und entfernt sich weit von der somatischen Gruppe, da seine Neuriten ungefähr 20 Stunden früher entstehen als beim Oculomotorius. Auch seine Ganglienzellen sollen sich in der Frühzeit deutlich von denjenigen des Oculomotorius unterscheiden. Als vorderster Nerv der visceralen und damit der älteren Gruppe, wird der Trochlearis von Bok (1915) als der altertümlichste Hirnnerv bezeichnet. Er nimmt also unter den Augenmuskelnerven eine Sonderstellung ein.

Wie verhält es sich nun mit der Markscheidenbildung bei den verschiedenen Hirnnerven ? Wir stellen fest, dass weder die beiden Gruppen, noch die einzelnen Hirnnerven in der gleichen Reihenfolge mit Markscheiden versehen werden, wie sie oben nach der Beschreibung von Bok (1915) als erste Neuritenanlage gebildet wurden.

Die ersten Markfasern im Stammrest entstehen im caudalen Teil des Fasc. long. centr. Sie dehnen sich von da rostralwärts aus, also entgegengesetzt der von Bok (1915) festgestellten Entwicklungs-Richtung des Neuritenwachstums. Der Trochlearis, der nach dem Gesetz von Flechsig auf Grund der Feststellungen von Bok (1915) als erster Hirnnerv Markscheiden erhalten sollte, bekommt sie als zweitletzter, erst 2 Tage später als der Oculomotorius. Auch gegenüber dem Abducens ist er in der Markbildung wenigstens um einen Tag im Rückstand. Beim Hypoglossus, dessen Neurite als letzte auswachsen, finden wir gleichzeitig mit dem Facialis und dem motorischen Trigeminus-Anteil das erste Myelin. Nur beim Vagus zeigt sich eine zeitliche Parallelität in der Bildung der Neuriten und der Markscheiden. Als letzter Hirnnerv bildet er seine Neuriten und als letzter wird er auch markreif. Als erster Hirnnerv erhält der Octavus im Vestibularis und im Cochlearis gleichzeitig kurz nach dem Fasc. long. centr. sein Mark. Seine Neurite aber werden nach Bok (1915) erst nach denjenigen des Trochlearis gebildet.

Bereits aus diesen wenigen Beispielen geht eindeutig hervor, dass das 2. Gesetz von Flechsig für die Myelinisation im Vogelhirn keine Anwendung finden kann. Auch Kreht (1940) musste es für die Amphibien aus denselben Gründen ablehnen.

Ebensowenig finden wir das erste Gesetz von Flechsig beim Vogel bestätigt. Das am 21. e-Tag schlüpfende Küken hat ungefähr die gleichgrossen Anforderungen an sein Gehör wie an sein Sehvermögen zu stellen. Trotzdem erhalten die beiden hiefür verant-

wortlichen Nervensysteme nicht gleichzeitig ihr erstes Mark. Wie wir soeben erwähnten, bekommt es der Octavus schon sehr früh, d. h. am 11. e-Tag, der Opticus dagegen erst am 15. e-Tag, beim Star sogar erst am 8. pe-Tag. Daraus ergibt sich ein zeitlicher Unterschied von 4 Tagen beim Huhn und von 10 Tagen beim Star. Auch bei der Gruppe der Augenmuskelnerven werden die ersten Fasern zu verschiedenen Entwicklungszeiten markreif, beim Oculomotorius am 11. e-Tag, beim Abducens am 12. e-Tag und beim Trochlearis am 13. e-Tag. Trotz dieser Verschiedenheit dürften alle drei zur selben Zeit in den Funktionskreis eingeschaltet werden. Ferner liegen beim Star 8—10,beim Huhn 2—4 Tage zwischen dem Erscheinen der ersten Markscheiden in den Augenmuskelnerven und dem Sehnerv. Auch Kreht (1940) fand bei Anuren und Urodelen ebenfalls eine frühe Myelinisation des Oculomotorius und eine späte bei Opticus und Trochlearis, trotzdem man eine annähernde Gleichförmigkeit in der Ausbildung nach dem ersten myelogenetischen Grundgesetz von Flechsig erwarten dürfte.

Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob und wieweit die Markreifung mit der Phylogenie, entsprechend dem 3. myelogen. Gesetz, im Zusammenhang stehe. Auch hier kommen wir zu ähnlichen Ergebnissen wie Kreht (1940). Wie bei den Anuren und Urodelen ist der bei den Fischen und wie wir gesehen haben auch bei den Vögeln mit verhältnismässig starken Fasern ausgestattete, altertümliche Fasc. long. centr. sehr frühzeitig mit Markscheiden versehen. Demgegenüber steht die späte Ausbildung von Myelin im Vorderhirn, das phylogenetisch als der jüngste Hirnteil angesehen werden muss. Nach Kreht (1940) setzt die Myelinisation bei den Amphibien im caudalen Teil des Hirns, im Myelencephalon ein und schreitet rostralwärts, unbekümmert um die Erregungsleitung. Sehr schön konnten wir dies im Fasc. long. centr. beobachten, wie auch im Tr. tegmento-cerebellaris und vor allem auch im Vorderhirn des Vogels, wo die Myelinisation im Brachium beginnt und von einem Striatumteil zum andern in rostraler Richtung sich weiter ausdehnt. Einzig der Tr. strio-cerebellaris scheint vom Brachium aus gegen das Kleinhirn hin myelinisiert zu werden. Im grossen und ganzen finden wir also in der Myelinisation bei Amphibien und bei Vögeln grundsätzlich dieselben Vorgänge.

Kreht (1940) stellte ferner fest, dass die Myelogenie der Hirnnerven der Anuren weitgehend der der Fische entspricht. Das

Lateralissystem des Octavus und der Octavus selbst stehen an erster Stelle. Als weitere früh markhaltige Hirnnerven bezeichnet er für diese Tiere den Trigeminus, den Oculomotorius und Abducens, während Opticus und Trochlearis spät ihr Mark erhalten. Dasselbe gilt auch für das Huhn. Diese grosse Uebereinstimmung in der zeitlichen Folge der Markbildung bei den verschiedenen Hirnnerven und dem zentralen Längsbündel dürfte ein weiterer Grund zur Annahme eines Zusammenhanges zwischen Phylogenie und Markreifung sein.

Wir stellen zu wiederholten Malen an Hand verschiedener Messungen und blosser mikroskopischer Vergleiche an Faserzügen aller Hirnteile übereinstimmend fest, dass die im endgültigen Zustand stärksten Fasern zuerst ihr Mark erhalten. Ob dabei auch noch die Faserlänge eine gewisse Rolle spielt, wie SZENTÁGOTHAI-SCHIMERT (1941) annimmt, können wir nicht beurteilen. Dagegen stellen wir fest, dass im zentralen Längsbündel und in den Hirnnerven die stärksten Fasern gefunden wurden und dass bei ihnen auch die ersten Markscheiden im Stammrest erscheinen. Im Anschlusse an das Octavussystem erhält auch das Kleinhirn schon sehr früh seine ersten Markfasern. Dabei ist aber das Kleinhirn in Bezug auf Gestaltung und Wachstum dem Mittelhirn gegenüber in der Entwicklung weit zurück. Trotzdem werden die Fasern im Mittelhirn erst einige Tage später als im Kleinhirn markreif. Vergleichen wir die Faserkaliber dieser beiden Hirnteile miteinander, so stellen wir fest, dass sie im Kleinhirn bedeutend stärker sind als im Mittelhirn. Im Vorderhirn machten wir dieselben Feststellungen, ohne Messungen vorgenommen zu haben. Auch dort erhalten die dicksten Fasern zuerst ihr Mark. Als Beispiel nennen wir den Tr. septo-mesencephalicus. Ferner sehen wir im Streifenkörper die Myelinisation sich rostralwärts ausdehnen. Sie beginnt im Brachium und Paläostratum primitivum, wo wir auch die stärksten Kaliber finden, greift dann auf die übrigen Striatumteile über. Damit verbunden ist das stetige Dünnerwerden der Kaliber. Es besteht also möglicherweise ein Zusammenhang zwischen Phylogenie und Faserdicke einerseits und Faserdicke und zeitlicher Reihenfolge der Myelinisation anderseits.

Wieweit die Funktion die Markscheidenbildung zu beeinflussen vermag, soll uns der Vergleich zwischen dem auf frühem Stadium schlüpfenden Nesthocker mit dem später schlüpfenden Nest-

flüchter zeigen. Neben Uebereinstimmungen im zeitlichen Auftreten von Markscheiden im System der Hirnnerven von Huhn und Star stossen wir auch auf einige bedeutsame Unterschiede. So werden z. B. die ersten Myelinelemente im Hypoglossus des Stars einen Tag, im Vagus sogar zwei Tage früher gebildet als beim Huhn. Dieser Vorsprung steht u. E. im engen Zusammenhang mit der Entwicklung der von diesen Nerven versorgten Organe. Wie die Arbeiten von PORTMANN und SUTTER zeigen, ist das ganze Stoffwechselsystem (Verdauungstractus, Lunge, Herz, Leber) beim Star an seinem Schlüpftag (13. e-Tag) demjenigen eines 13 tägigen Hühnerembryos weit voraus. Wenige Stunden nach dem Schlüpfen schon hat bei der ersten Fütterung das im Dienste der Ernährung stehende Reaktionssystem zu funktionieren. Der Hals wird nach oben ausgestreckt, der Schnabel weit aufgerissen. Zungen- und Kehlkopfapparat in Verbindung mit der Schlundmuskulatur ermöglichen das Abschlucken der ersten Nahrungsbrocken.

Vollkommen verschieden vom Hypoglossus und Vagus finden wir die Markscheidenbildung im Octavus. Sie beginnt dort bei Huhn und Star sehr früh, beim Huhn sogar volle 10 Tage bevor er sinngemäss zu funktionieren hat. Beim Star werden aber schon vor der Oeffnung des Aussenohres Geräusche wahrgenommen und es wird darauf reagiert. HOLZAPFEL (1939) schreibt, dass vom Schlüpftag bis zum 12. pe-Tag die akustischen Reize als Auslöser für das Sperren neben taktilen Reizen die grösste Rolle spielen. Die Orientierung des noch nicht sehenden jungen Nesthockers erfolgt dabei ausschliesslich nach der Schwere; unbekümmert um die Lage der dargebotenen Nahrung richtet er seinen Hals und Kopf nach oben. An dieser rein statisch gerichteten Sperrhandlung ist ebenfalls der um diese Zeit mit schon recht vielen Markfasern ausgestattete Octavus in starkem Masse funktionell beteiligt. Wieder anders liegen die Verhältnisse beim Sehnerv. Markscheiden treffen wir beim Star in dieser Hirnbahn erst am 8. pe-Tag, zur Zeit, wo bereits das Augenlid zu einem kleinen Schlitz geöffnet ist. Zwei bis drei Tage später erfolgt dann erst eine sichtbare Reaktionsfähigkeit gegenüber optischen Reizen. Der Funktionsbeginn von Opticus und Octavus scheint demnach erst einzutreten, nachdem die Myelinisation in diesen Nervensystemen bis zu einem gewissen Grad fortgeschritten ist. Dabei ist noch zu bemerken, dass der

Opticus ein mächtigeres Bündel als der Octavus ist, im Octavus dagegen die gröbern Markfasern vorkommen. Nicht die Mächtigkeit des Bündels, sondern das Kaliber der einzelnen Faser gibt den Ausschlag für eine frühere oder spätere Markreifung. Beim Huhn vollzieht sich die Markscheidenbildung im Sehnerv 6 Tage bevor ein Funktionseintritt möglich wird, beim Star dagegen erst einige Zeit nachher. Auch die ständige Reizung des Augenbulbus durch das Licht vermag beim Star nicht, die Markscheidenbildung im Opticus auszulösen oder zu fördern. Die das Auge bis zum 7. pe-Tag nach aussen abschliessende Haut ist durchscheinend, sodass mit einer Lichteinwirkung auf den Opticus unbedingt gerechnet werden kann.

Auf Grund all dieser Einzelbeobachtungen kommen wir zu folgenden Feststellungen, die durch weitere Untersuchungen an den verschiedenen Vögeln nachzuprüfen und zu ergänzen sind:

1. Die Reihenfolge der Myelinisation innerhalb der verschiedenen Fasersysteme ist bei den verschiedenen Ontogenesetypen der Vögel (Nesthocker, Nestflüchter) eine weitgehend gleichartige. Zum grössten Teil decken sich unsere Beobachtungen mit denjenigen von Kreht (1941) über Amphibien. Wie aus der Literatur hervorgeht, dürfte sie auch bei den Säugern ähnlich verlaufen. Daraus glauben wir schliessen zu dürfen, dass die Myelinisation, wie Kreht (1941) sagt, als ein phylogenetisch weitgehend eingefahrener Vorgang aufzufassen ist.

2. Die phylogenetisch ältesten, und damit auch die mit den mächtigsten Faserkalibern ausgestatteten, Bündel erhalten ihr Mark zuerst. Wie weit auch die Faserlänge dabei eine Rolle spielt, wissen wir nicht.

3. Zwischen dem Entwicklungszustand des Nervs und des von ihm versorgten Organs scheint eine gewisse Uebereinstimmung zu bestehen. Als Beispiel hiefür nannten wir den Vagus und Hypoglossus, die am selben Entwicklungstag beim Nesthocker besser entwickelt sind als beim Nestflüchterembryo.

4. Nach den Befunden im Kleinhirn und im Mittelhirn erachten wir es als unwahrscheinlich, dass die Markbildung vom allgemeinen Entwicklungszustand des betreffenden Hirnteils abhängig ist, wie es nach Kreht der Fall sein sollte.

5. Aeussere Faktoren können die Markscheidenbildung kaum beeinflussen, wie das Beispiel der späten Myelinisation des Sehnervs beim Nesthocker deutlich zeigt. Kreht (1941) berichtet, dass die von ihm nach der Geburt im Dunkeln gehaltenen Feuersalamander nach 18 Tagen im Opticus dieselbe Entwicklung aufwiesen wie ihre Geschwister, die während dieser Zeit dem Tageslicht und in der Nacht künstlicher Beleuchtung ausgesetzt gewesen waren.

6. Das 1. und 2. myelogenetische Gesetz von Flechsig haben für die Vögel keine Geltung. Auch Kreht (1941) musste sie für die Verhältnisse der Amphibien ablehnen. Die Reihenfolge der Neuritenbildung ist nicht mit derjenigen der Markscheidenbildung identisch. Gleichwertige Systeme werden nicht gleichzeitig myelinisiert, wenigstens nicht bei den von uns untersuchten Objekten.

Bei diesen Ueberlegungen müssen wir uns aber auch im klaren darüber sein, dass der Funktionseintritt nicht ausschliesslich von der Myelinhülle abhängig ist. Sehr viele kleine Fasern, die nie myelinisiert werden, sind trotzdem funktionstüchtig.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Markscheidenentwicklung wird bei Star und Huhn in der Ontogenese des Gehirns eingehend untersucht und beschrieben. Die Untersuchung beruht auf einer grossen Anzahl von Schnittserien, die nach der Methode von Weigert hergestellt wurden. Sie verteilen sich in regelmässigen Abständen auf die embryonale und postembryonale Entwicklungsperiode der beiden Vogelarten. Die Ergebnisse unserer Beobachtungen werden miteinander verglichen und die Besonderheiten in der Entwicklung der hochcerebralisierten Nesthocker (Star) gegenüber den niedrig cerebralisierten Nestflüchtern (Huhn) ermittelt und hervorgehoben. An Hand blosser mikroskopischer Beobachtungen kann aber die Markscheidenentwicklung nur in ihren ersten Anfängen vergleichbar verfolgt werden. Um die Beobachtungsmöglichkeiten bis zur Erreichung des Endzustandes auszudehnen, massen wir innerhalb einiger wichtiger Faserbündel die Durchmesser der Fasern auf verschiedenen Altersstufen. Diese Arbeitsmethode erwies sich als sehr wertvoll.

2. Wir stellen fest, dass die topographischen Verhältnisse besonders im Vorderhirn in Bezug auf die Faserung noch nicht

genügend abgeklärt sind, um bei Star und Huhn ins Einzelne gehende Homologisierung der verschiedenen Teile des Streifenkörpers vornehmen zu können. Es scheinen zwischen Star und Huhn grössere Unterschiede vorhanden zu sein.

3. Die Markscheidenentwicklung beginnt bei Star und Huhn um dieselbe Embryonalzeit am 11. e-Tag im hintersten Teil der Oblongata und dehnt sich von dort rostralwärts auf die übrigen Hirnteile aus. Das Kleinhirn erhält bei Star und Huhn die Markscheiden im Anschluss an das im Stammrest gelegene Octavus-System schon sehr früh. Besonders beim Star ist dieser Hirnteil in seiner Formentwicklung noch stark im Rückstand zur Zeit da er sein erstes Mark erhält. Daraus ergibt sich ein scharfer Gegensatz zu den Myelinisationsverhältnissen in den Corpora bigemina. Dort erscheinen die ersten Markscheiden auf einem viel späteren Wachstumsstadium als im Kleinhirn. In der Rinde der Flocke erscheinen die Markscheiden nicht früher als in der übrigen Kleinhirnrinde.

4. Die zeitliche Reihenfolge der Markreifung der verschiedenen untersuchten Faserbündel in den einzelnen Hirnteilen zeigt bei Star und Huhn keine prinzipiellen Unterschiede. Verschieden dagegen sind die absoluten zeitlichen Abstände in der Myelinisation, berechnet auf den Brutbeginn oder das Schlüpfdatum. Die grössten zeitlichen Unterschiede zeigen sich zwischen Huhn und Star im Vorderhirn, die kleinsten in der Oblongata. Sie werden eingehend erörtert.

5. Star und Huhn zeigen am Schlüpftag in der Myelinisation ihres Gehirns einen stark von einander abweichenden Entwicklungsgrad. Beim Star sind nur im Stammrest Markscheiden ausgebildet, beim Huhn hingegen in allen Hirnteilen und zwar in adultähnlichen Proportionen. Nur im rostralen Teil des Striatum fehlt noch Mark.

Die Differenzierung im Gehirn der von uns untersuchten Nestflüchter (Wachtel und Huhn) zeigt am Schlüpftag einen auffallend ähnlichen Entwicklungsgrad, unbekümmert um die recht verschieden lange Brutdauer. Dasselbe trifft auch bei den Nesthockern zu, da eine grosse Uebereinstimmung bei Star und Elster nachgewiesen wurde. Damit bekommt der Schlüpftag für die Ausbildung des Gehirns für Nesthocker und Nestflüchter eine ganz bestimmte Wertigkeit. Diese Feststellung gibt auch der vergleichenden Untersuchung der postembryonalen Periode eine erhöhte Be-

deutung. Die bei den Hühnervögeln in der Embryonalperiode sich vollziehende Myelinisation wird beim Sperlingsvogel in die Præjuvenilzeit verlegt. In ihrer 2. Hälfte erfährt die Markbildung eine verhältnismässig starke Beschleunigung, sodass am Ende dieser Entwicklungsphase die funktionelle Reifung des Gehirns vollzogen wird. Differenzierung und Wachstum, die beim Huhn zeitlich stark ineinander geschachtelt sind, werden beim Star mehr auseinander gezogen.

6. An Hand von Kalibermessungen zeigen wir, dass in den meisten Faserzügen des Stammrestes beim Star am 70. pe-Tag, beim Huhn am 130. pe-Tag (oder schon früher) die einzelnen Elemente ihre endgültige Dicke nahezu erreicht haben. Im Kaliberwachstum scheinen sich die Hirnnerven von den übrigen Faserzügen grundsätzlich zu unterscheiden. Der Trochlearis zeigt ein überaus gleichmässiges über eine lange Zeit ausgedehntes Wachstum, währenddem Commissura posterior und Fasciculus longitudinalis centralis schneller wachsen, um vor dem Trochlearis adultähnliche Markfasern zu erhalten.

7. Die Gruppen der Nesthocker und der Nestflüchter der Vögel scheinen sich in ihrer verschiedenartigen Entwicklung als Objekte für die Untersuchungen über Zusammenhänge von Markbildung und Funktionseintritt sehr gut zu eignen. Aus diesem Grunde versuchten wir, unser Material auch in dieser Hinsicht auszuwerten.

8. Es wird die Möglichkeit eines Zusammenhanges der Markbildung mit der Phylogenie des betreffenden Faserzuges, mit den Kaliberverhältnissen und dem Funktionseintritt eingehend geprüft. Unsere Ergebnisse werden mit den von Flechsig aufgestellten Gesetzen verglichen und die Arbeiten um dieses Problem werden besprochen. (Zusammenfassung auf S. 207.)

SCHRIFTTUM

1915. Bok, S. T. *Die Entwicklung der Hirnnerven und ihrer zentralen Bahnen. Die stimulogene Fibrillation.* Folia neuro-biol. 9, 475-565.

1893. Brandis, F. *Untersuchungen über das Gehirn der Vögel. I. Teil: Uebergangsgebiet vom Rückenmark zur Medulla oblongata.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 43, 168-194.

1894. BRANDIS, F. *II. Teil: Ursprung der Nerven der Medulla oblongata.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 43, 96-116.
1894. —— *III. Teil: Der Ursprung des N. Trigeminus und der Augenmuskelnerven.* Archiv f. mikrosk. Anatomie. 44, 534-555.
1883. BUMM, A. *Das Grosshirn der Vögel.* Ztschr. f. wissenschaftliche Zoologie. 38, 430-467.
1942. CLARA, M. *Das Nervensystem des Menschen.* Wien.
1928. CRAIGIE, H. *Observations on the brain of the humming bird (Chrysolampis mosquitus Linn. and Chlorostilbon carabaeus Lawr.).* The Journ. of comp. Neurology 45, 377-483.
1934. DUNCAN, D. *A relation between axone diameter and myelinisation determined by measurement of myelinated spinal root fibers.* J. comp. Neur. 60, 437-471.
1896. EDINGER, L. *Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane des Menschen und der Tiere.* Leipzig.
1903. —— *Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns.* Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 20, 343-426.
1899. EDINGER, L. und WALLENBERG, A. *Untersuchungen über das Gehirn der Tauben.* Anat. Anz. 15, 245-271.
1903. EDINGER, L., WALLENBERG, A. und HOLMES, G. *Untersuchungen über das Vorderhirn der Vögel.* Abh. d. Senckenb. Naturf. Ges. 20, 341-426.
1933. FREY, E. *Ueber die basale Opticuswurzel und die caudalen Verbindungen der Commissura transversa Gudden der Vögel.* Proc. Kon. Akad. v. Wetens te Amsterdam, Vol. 36, 351-359.
1924. GROEBBELS, F. *Untersuchungen über den Thalamus und das Mittelhirn der Vögel.* Anat. Anz. 57, 385-415.
1939. HOLZAPFEL, M. *Analyse des Sperrens und Pickens in der Entwicklung des Stars.* J. f. Orn. 87, 525-553.
1929. HUBER, C. und CROSBY, E. C. *The nuclei and fibre paths of the avian diencephalon, with consideration of telencephalic and certain mesencephalic centres and connections.* J. comp. Neurology. 48, 1-225.
1921. KAPPERS, C. U. Ariëns. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.* Haarlem.
1930. KREHT, H. *Ueber die Faserzüge im Zentralnervensystem von Salamandra maculosa L.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 23, 239-320.
1931. —— *Ueber die Faserzüge im Zentralnervensystem von Proteus anguineus Laur.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung 25, 376-427.
1937. —— *Der Nucl. mesencephalicus trigemini (Nucl. magnocellularis tecti) bei Amphibien.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 41, 417-432.
1937. —— *Zur Topographie des Torus semicircularis und des Nucl. post. sive caudalis bei Anuren und einigen Larcetiliern.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 42, 233-241.

1940. Kreht, H. *Die markhaltigen Fasersysteme im Gehirn der Anuren und Urodelen und ihre Myelogenie; zugleich ein kritischer Beitrag zu den Flechsig'schen myelogenetischen Grundgesetzen.* Ztschr. f. mikr. anat. Forschung. 48, 108-180 und 191-286.
1941. —— *Einige experimentelle und ontogenetische Feststellungen zur Markscheidenbildung im Gehirn niederer Wirbeltiere.* Ztschr. f. wissensch. Zoologie. 154, 373-388.
1941. Otuka, Itaru. *Mikrometrische Studien über die Myelinisation des N. splanchnus major bei der Katze.* Jap. Journ. of med. sciences. Part. I. Anatomy. Vol. VIII. Jan. 1941.
1935. Portmann, A. *Die Ontongenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor. 1, 59-90.
1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel. I. Vergleichende Untersuchungen über die Ontogenese der Hühner und Sperlingsvögel.* Rev. suisse zool. 45, 273-348.
1942. —— *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit.* Rev. suisse zool. 49, 169-185.
1940. Portmann, A. und Sutter, E. *Ueber die postembryonale Entwicklung des Gehirns bei Vögeln.* Rev. suisse zool. 47, 195-202.
1912. Shimazono, J. *Das Kleinhirn der Vögel.* Arch. f. mikr. Anat. 80, 397-449.
1913. Sinn, R. *Beitrag zur Kenntnis der Medulla oblongata der Vögel.* Monatschr. f. Psychiatrie u. Neurologie 33, 1-39.
1941. Szentágothai-Schimert, J. *Die Bedeutung des Faserkalibers und der Markscheidendicke im Zentralnervensystem.* Ztschr. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. 3, 201-223.
1943. Sutter, E. *Ueber das embryonale und postembryonale Hirnwachstum bei Hühnern und Sperlingsvögeln.* Denkschr. d. Schweiz. Naturf. Ges. 75, 1-110.
1911. Schröder, K. *Der Faserverlauf im Vorderhirn des Huhns, dargestellt auf Grund von entwicklungsgeschichtlichen (myelogenetischen) Untersuchungen, nebst Beobachtungen über die Bildungsweise und Entwicklungsrichtung der Markscheiden.* J. Psychol. und Neurol. 18, 115-173 .
1869. Stieda, L. *Studien über das centrale Nervensystem der Vögel und Säugetiere.* Ztschr. wiss. Zool. 19, 1-94.
1939. Tinbergen, N. und Kuenen, D. J. *Ueber die auslösenden und richtunggebenden Reizsituationen der Sperrbewegung von jungen Drosseln (Turdus m. merula L. und T. e. ericetorum Turton).* Ztschr. f. Tierpsychologie. 3, 37-60.
1903. Wallenberg, A. *Eine zentrifugalleitende direkte Verbindung der frontalen Vorderhirnbasis mit der Oblongata (+ Rückenmark) bei der Ente.* Anat. Anz. 22, 289-292.
1904. —— *Neue Untersuchungen über den Hirnstamm der Tauben.* Anat. Anz. 24, 142-155 und 357-369.
1928. Weinberg, E. *The mesencephalic root of the fifth nerve. A comparative anatomical study.* Journ. comp. Neur. 46, 249-405.

BULLETIN-ANNEXE
DE LA
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
(TOME 55)

Juin 1948

Jahresversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Bern, den 3. und 4. April 1948
unter dem Vorsitz von
Dr. O. MORGENTHALER.

GESCHÄFTSSITZUNG

Samstag, den 3. April 1948, 11.30 Uhr im Hotel Bubenberg.

O. MORGENTHALER begrüsst die ca. 30 Anwesenden zur 7. Berner Tagung im 55. Jahr des Bestehens unserer Gesellschaft. Er beglückwünscht Herrn Prof. BAUMANN, Bern, zu seiner 40-jährigen Mitgliedschaft und spricht ihm den Dank aus für die unserer Gesellschaft und der Zoologie im allgemeinen geleisteten Dienste.

1. BERICHT DES PRÄSIDENTEN ÜBER DIE GESCHÄFTSFÜHRUNG 1947

Anlässlich der *Jahresversammlung der S.N.G. in Genf* hielt unsere Gesellschaft gemeinsam mit der Schweiz. Entomologischen Gesellschaft am 31. August 1947 eine Sitzung ab, an welcher Herr F. E. LEHMANN den Hauptvortrag hielt über "Entwicklungsphysiologische Analyse von Zellteilung und Regeneration mit Hilfe von antimitotischen Stoffen". Von unseren Mitgliedern sprachen ausserdem Frau M. MEYER-HOLZAPFEL und H. MISLIN.

Subventionen und Revue Suisse de Zoologie. — Durch Vermittlung der S.N.G. erhielt unsere Gesellschaft wiederum eine Bundessubvention von 3.500 Franken, die wie üblich an die *Revue suisse de Zoologie* überwiesen wurde, zusammen mit 600 Franken aus der Vereinskasse. — Der im Berichtsjahr erschienene Band 54 der *Revue* umfasst 757 Seiten und enthält Abhandlungen von 28 Autoren. Den Redaktoren gebührt der beste Dank.

Schweizerische Arbeitsplätze in der Biologischen Station Neapel und Roscoff. — In *Neapel* haben gearbeitet die Herren GUÉNIN vom zoolog. Laboratorium der Universität Lausanne, RUCH, SCHMID und MÜHLETHALER vom pflanzenphysiol. Institut der E.T.H., SCHINZ, Direktor des Röntgeninstituts Zürich, STAIGER von der Zoolog. Anstalt der Universität Basel und Fräulein DU BOIS vom Institut für Histologie und Embryologie der Universität Genf. Ausserdem fand vom 26. August bis 13. September ein Kurs über marine Fauna für 26 Studiercnde der Universitäten Bern und Zürich unter Leitung der Herren BALTZER und HADORN und unter Mitwirkung der Neapeler Station statt, von welchem alle Teilnehmer unvergessliche Erinnerungen heimgebracht haben. — In *Roscoff* arbeitete Herr SUTTER vom Naturhistorischen Museum in Basel.

Zoologische Gesellschaft Zürich. — In Zürich hat sich eine Zoologische Gesellschaft gebildet, hervorgegangen aus dem vor über 50 Jahren von Arnold LANG u. a. gegründeten „Zoologischen Kränzchen". Fachzoologen, Tierärzte und Tierfreunde vereinigen sich zur Besprechung allgemein interessierender Fragen aus allen Gebieten der Zoologie, wodurch auch der Kontakt der Universität mit weiteren Bevölkerungskreisen verstärkt werden soll. Unsere Gesellschaft hat der Neugründung ihre volle Sympathie ausgesprochen.

Verstorbene Mitglieder. — Wir beklagen den Verlust von 3 Mitgliedern; darunter sind zwei junge Basler Zoologen, die beide im Alter von erst 30 Jahren gestorben sind: Dr. Karl SPRENGER hat seine Studien 1936 an der zoolog. Anstalt Basel begonnen. Ein Knochenleiden zwang ihn jahrelang zum Unterbruch des Studiums, das er 1945 mit einer Dissertation über „Biologische Studien an den Brustflossen junger Bachforellen" abschloss. Er arbeitete dann bei Hoffmann-La-Roche in Basel und starb nach tapfer ertragenem Neuausbruch der Krankheit im vergangenen Frühjahr. — Dr. Willi OCHSÉ hatte sich für unsere heutige Tagung angemeldet, ist aber letzten Sonntag, an Ostern, am Piz Rotondo tödlich verunglückt. Auch er hat in der zoolog. Anstalt der Universität Basel studiert und mit einer Dissertation über die Metamorphose von Sialis doktoriert. Er fand dann Anstellung in der Ciba, als Nachfolger unseres Mitgliedes, des ebenfalls früh verstorbenen Dr. Gasche. Die Nachricht von dem Unglück hat alle Bekannten des jungen Gelehrten

aufs tiefste erschüttert. — Prof. Dr. Arnold Pictet in Genf, der Senior und Mitbegründer unserer Gesellschaft, ist am 1. April im Alter von 79 Jahren gestorben und wird heute beerdigt. Er hat seinerzeit seine Studien unterbrochen und war 15 Jahre lang im Bankfach tätig. Später promovierte er bei Prof. Yung mit einer Dissertation über "Système digestif des poissons", wandte sich dann der Genetik zu und hat als Entomologe u. a. an der Erforschung der Nationalparkfauna mitgewirkt. Unsere Gesellschaft verdankt ihm viele wertvolle Arbeiten.

2. Rapport du trésorier

Les comptes ont été arrêtés au 15 janvier 1948. A cette date, notre société comptait 192 membres dont 7 sont dispensés de cotisations en vertu de la décision prise à notre dernière assemblée, ayant quarante ans de sociétariat. Treize membres sont en retard pour le payement de leurs cotisations, 9 d'entre eux habitent l'étranger. Plusieurs de ces derniers n'ont pas répondu à la lettre qui leur a été adressée et devront être considérés comme démissionnaires. Six de nos membres ont payé d'avance leur cotisation pour 1948. En procédant avec la plus grande économie nous avons réussi, cette année encore à équilibrer nos comptes, il ressort même un certain bénéfice, les frais d'impression du fascicule de la *Revue suisse de Zoologie* pour notre séance administrative ayant été cette année bien inférieurs à l'année dernière (ils dépendent surtout du nombre de pages).

Nous avons reçu la démission de M. le professeur J.-A. Weber, Genève.

Enfin nous avons déploré le décès de trois de nos membres: Dr A. Pictet, Genève, Dr K. Sprenger, Bâle et Dr W. Ochsé, Bâle.

Récapitulation des comptes pour 1947.

Banque Pictet.	*Doit*	*Avoir*
Solde exercice 1946	738,—	
Intérêts moins les frais	85,35	
Répartition sur créance Banque d'Escompte	100,45	
Rétrocession impôt anticipé 1945 et 1946 .	80,20	
Solde créditeur à nouveau	———	1.004,—

	Report		1.004,—
Caisse et compte de chèques.			
En caisse au 3 janvier 1946		75,84	
Avoir au compte de chèques, 3 janvier 1946		343,15	
Cotisations encaissées		1.140,—	
Intérêts compte de chèques		2,30	
Subside fédéral pour la *Revue*		3.500,—	
Divers		10,—	
Frais généraux			266,05
Subside fédéral versé à la *Revue*			3.500,—
Subvention budgétaire à la *Revue*			600,—
Subvention budgét. à la station de Sempach			150,—
Fascicule de la séance administrative			190,40
Divers			20,—
Solde en caisse au 15 janvier 1948			29,64
Solde créditeur au compte de chèques au 15 janvier 1948			315,20
		6.075,29	6.075,29

Compte capital.

Livret de dépôt Société de Banque Suisse	1.805,90
Banque Pictet:	
4.000 francs Oblig. 3½% Ville de Genève 1937	4.040,—
3 Scrips Lombards	—
10 Oblig. Danube-Save-Adriatique	60,—
2.019 fr. 15 Créance c Banque d'Escompte	30,—
	5.935,90

Bilan 1947.

Compte capital	5.935,90	Actif au 31 décembre 1947	7.177,19
Banque Pictet	1.004,—	Excédent (boni)	107,55
Caisse	29,64		
Compte dec hèques	315,20		
	7.284,74		7.284,74

15 janvier 1948.

Le trésorier: E. Dottrens.

3. Rapports des vérificateurs des comptes

Les soussignés ont procédé ce jour à la vérification des comptes de la Société suisse de Zoologie pour l'année 1947. Après un pointage des pièces justificatives, ils ont reconnu les comptes exacts et invitent l'assemblée à en donner décharge au trésorier, avec vifs remerciements pour sa gestion.

Les vérificateurs:

(Signé) J.-G. Baer M. Wildhaber.

Propositions de budget pour 1948.

Le trésorier propose les mêmes dépenses budgétaires que pour l'exercice écoulé:

Subside à la station de Sempach . . .	150,—
Subside à la *Revue suisse de Zoologie* .	600,—
Tirage du fascicule de la séance . . .	250,—
Frais généraux	250,—
	1.250,—

Herr Portmann schlägt vor, den Beitrag an die Vogelwarte Sempach von Fr. 150.— auf Fr. 200.— zu erhöhen, da die Bundessubvention gekürzt worden sei. Die Versammlung stimmt diesem Antrag einstimmig zu. — Herr Lehmann legt die Notwendigkeit einer Erhöhung der Mitgliederbeiträge dar. Da diese Beiträge aber in den Statuten festgelegt sind, können Abänderungen erst in Verbindung mit einer Statutenrevision vorgenommen werden. Zu dieser Frage siehe auch Traktandum 9. Ferner schlägt Herr Lehmann vor, mit der Tradition zu brechen, wonach den Mitgliedern ein Nachtessen vom Tagungsort dargeboten wird. Von den Behörden gestiftetes Geld solle dagegen der vermehrten Aufnahme ausländischer Gäste dienen. — Der Kassier, Herr Dottrens, beantragt, es sei von der Gesellschaft ein Betrag von Fr. 100.— für Empfänge dem Jahreskomitee zur Verfügung zu stellen. — Den Anregungen der Herren Lehmann und Dottrens wird zugestimmt.

Herr Dottrens teilt im Auftrag der Redaktionskommission der *Revue* mit, dass das heutige Referat von Mlle K. Ponse in extenso in einem regulären Heft der *Revue* erscheinen wird.

4. Aufnahme neuer Mitglieder.

Nachgenannte 17 neue Mitglieder wurden aufgenommen:

1. Frl. Dr. Käthi Wirz, Zool. Anstalt der Universität, *Basel.*
2. Walter Fritz, cand. phil., Hauptstrasse 43, *Birsfelden.*
3. Ralph Gander, cand. phil., Zool. Anstalt der Universität, *Basel.*
4. Wolfgang Geiger, cand. phil., Wettsteinallee 29, *Basel.*
5. Rudolf Göhringer, cand. phil., Grenzacherstrasse 86, *Basel.*
6. Roger Hoffmann, cand. phil., Zool. Anst. der Universität, *Basel.*
7. Rudolf Weber, cand. phil., Hauptstrasse 43, *Birsfelden.*
8. Hans Morgenthaler, cand. phil., Talbrünnliweg 33, *Liebefeld-*Bern.
9. Pierre Tschumi, Zool. Institut der Universität, *Bern.*
10. Mlle Monique Zuber, agrégée des sc. nat., Station zool. exp. Malagnou, *Genève.*
11. Ervin von Mandach, Dr. med., *Schaffhausen.*
12. Frl. Elisab. Brunold, cand. phil., Zool. Inst. der Univ., *Zürich.*
13. Frl. Eva Oprecht, cand. phil., " " " " "
14. J. Gallera, Dr. phil., " " " " "
15. Felix Hodler, cand. phil., " " " " "
16. E. Kupka, Dr. phil., " " " " "
17. Paul Walder, cand. phil., " " " " "

5. Wahl des Jahresvorstandes 1948/49.

Die Versammlung nimmt mit Akklamation folgende Wahlen vor:

Präsident: Herr Professor J. Kälin, Freiburg.
Vizepräsident: Herr J. A. Cuoni.
Sekretär: Herr A. Bernasconi.

6. Wahl der Rechnungsrevisoren.

Die bisherigen Revisoren, die Herren G. Dubois und M. Wildhaber, werden in ihrem Amt bestätigt.

7. Gemeinsame Sitzung mit andern Sektionen an der Tagung der SNG 1948.

Der Zentralvorstand der SNG hat den Wunsch ausgesprochen, es möchten auch weiterhin an den Tagungen der SNG wenn möglich gemeinsame Sitzungen verschiedener Sektionen veranstaltet werden. Die Gesellschaft für Geschichte der Medizin und der Naturwissenschaften hatte unserer Gesellschaft vorgeschlagen, gemeinsam mit mehreren andern Sektionen das Artproblem zu behandeln. Herr Schopfer teilt mit, dass die zuerst beabsichtigte historische Betrachtungsweise dieses Themas mangels geeigneter Referenten nicht durchführbar sei. Zeiteinteilung und Programmgestaltung werden diskutiert. Als Referenten werden für Zoologie Herr de Beaumont und für Palaeontologie Herr Kuhn in Vorschlag gebracht. Verschiedene Anregungen werden dem kommenden Jahresvorstand, der die Verhandlungen weiter führen wird, zur Prüfung unterbreitet. — Herr Kälin weist ausdrücklich darauf hin, dass durch dieses Symposion die Spezialvorträge nicht verschwinden dürfen.

8. Internationale Beziehungen.

Herr Baltzer berichtet als Mitglied der Kommission der SNG für internationale Verbindungen über die letzte Sitzung der IUBS (International Union of Biological Sciences). Für die zwei vakanten Plätze für Zoologen in der Kommission der SNG werden die Herren Portmann und Hadorn vorgeschlagen.

9. Anregung des Jahresvorstandes zu Art. 6. der Statuten: Amtsdauer des Vorstandes.

Herr Lehmann weist darauf hin, dass die kurze (einjährige) Amtsdauer unseres Vorstandes sich nach verschiedenen Seiten hin nachteilig auswirkt. Der betreffende Artikel der Statuten sollte geändert werden, überhaupt wäre es Zeit zu einer Totalrevision. — Es wird eine Kommission für Statutenrevision gewählt, bestehend aus den Herren Lehmann, Kälin und Matthey. An der SNG-Sitzung in St. Gallen soll ein erster Vorschlag diskutiert werden, damit man an der nächsten Jahresversammlung der SZG über die revidierten Statuten abstimmen kann.

10. Varia.

Der Kassier gibt eine Liste von Auslandsmitgliedern bekannt, die seit langem nichts von sich hören liessen und demzufolge gestrichen werden.

GESCHÄFTLICHE MITTEILUNGEN.

Sonntag, den 4. April 1948.

0800–0815 *Orientierung durch den Präsidenten der Jungzoologen.*

Cand. phil. Hans Burla klärt die Beziehungen der Jungzoologen zu der SZG. Die JZ bilden eine Vereinigung, die organisatorisch vollständig von der SZG getrennt ist. Sie beschränkt ihre Wirksamkeit auf Bereiche, die nicht zu den Tätigkeiten bereits bestehender Fachorganisationen gehören. Die JZ haben beschlossen, ihrer Vereinigung Statuten zugrunde zu legen, welche der SZG zur Kenntnisnahme unterbreitet werden sollen.

Die JZ streben ein gutes Einvernehmen mit der SZG an und bemühen sich, der SZG jüngere Zoologen zuzuführen. Hinsichtlich des Jahresbeitrages der jüngeren Zoologen in der SZG soll sich die Ermässigung fortan nicht auf JZ beziehen, sondern auf „Studierende".

WISSENSCHAFTLICHE SITZUNGEN.

Samstag, den 3. April, 15 Uhr im Hörsaal des Naturhistorischen Museums.

Es haben sich über 100 Teilnehmer eingefunden.

Vortrag mit anschliessender Diskussion:

1. Mlle K. Ponse (Genève): *Actions paradoxales des glandes génitales.*

Mitteilungen:

2. E. Wolff (Strasbourg): *Les facteurs de la migration des cellules de régénération chez les planaires.*
3. K. Henke (Göttingen): *Zum Problem der Gliederung in der Spätentwicklung der Insekten.*

4. M. Lüscher (Paris-Basel): *Gewebekultur „in vivo“ bei Rhodnius prolixus (Hemiptera).*
5. E. Hadorn und G. Bertani (Zürich): *Induktion männlicher Pigmentierung in somatischen Zellen von Drosophila-Ovarien.*
6. J. Gallera et Mlle E. Oprecht (Zürich): *Sur la distribution des substances basophiles cytoplasmiques dans le blastoderme de la poule.*

Sonntag, den 4. April, 8 Uhr 15 im Zoologischen Institut der Universität.

7. Frl. K. Wirz (Basel): *Die Bedeutung der cerebralen Indexformel bei Säugetieren.*
8. A. Portmann (Basel): *Die cerebralen Indices beim Menschen.*
9. S. Dijkgraaf (Groningen): *Über den Gehörsinn mariner Fische.*
10. H. Mislin (Basel) und M. Kauffmann (Basel): *Der aktive Gefässpuls in der Arm-Schirmhaut der Cephalopoden.*
11. Mme A. Pruvot-Fol, Sceaux (Seine-France): *Les Porostomata, un groupe d'Opisthobranches et leurs affinités.*
12. H. Burla (Zürich): *Die Gattung Drosophila in der Schweiz: Artenliste und Beschreibung von 3 neuen Species.*
13. H. Steiner (Zürich): *Einige tiergeographische Aspekte zur Frage der modifikatorischen oder genotypischen Differenzierung der Coregonen in den Gewässern des Alpennordrandes.*
14. E. Kupka (Zürich): *Chromosomale Unterschiede bei schweizerischen Coregonen.*
15. R. Matthey (Lausanne): *Tétrades sans chiasmas dans la spermatogénèse d'Apteromantis bolivari Wern. (Orthoptera-Mantidae).*
16. J. Gallera (Zürich): *Recherches comparées sur le développement du neurectoblaste préchordal transplanté sur l'embryon ou enrobé dans l'ectoblaste in vitro (Triton alpestris).*
17. M. Fischberg (Basel): *Bestehen in der Ausbildung der Artmerkmale Unterschiede zwischen den diploiden und triploiden Bastarden von Triton palmatus ♀ und Triton alpestris ♂?*
18. H. Morgenthaler (Bern): *Über subhaploide Zellen in Triton-Transplantaten.*

19. G. Wagner (Bern): *Über den Einfluss des Mesektoderms auf die Entwicklung der Haut bei Bombinator-Triton-Chimaeren.*

20. F. E. Lehmann und G. Andres (Bern): *Über Pseudokerne, mit Demonstrationen.*

Mit Unterstützung der Regierung, der Bürger- und Burgergemeinde der Stadt Bern konnte am Samstagabend 68 Mitgliedern und Gästen ein gemeinsames Nachtessen im Hotel Bären offeriert werden. Von der Regierung war Herr Prof. F. Baltzer abgeordnet, Herr Gemeinderat R. Kuhn vertrat die Gemeinde und Herr Burgerrat Dr. jur. H. F. Moser die Burgergemeinde. Der Jahrespräsident freute sich, Fachvertreter aus Deutschland (Prof. K. Henke, Göttingen), Frankreich (Prof. E. Wolff, Strasbourg und Mme Dr. A. Pruvot-Fol, Sceaux), Holland (Prof. S. Dijkgraaf, Groningen) und Italien (Prof. P. Pasquini, Bologna) willkommen zu heissen.

Nach dem Essen zeigte Herr Prof. F. E. Lehmann einige selbstaufgenommene Filmstreifen von der letzten Tagung in Neuenburg und vom entwicklungsphysiologischen Symposion in Leiden.

An dem gemeinsamen Mittagessen am Sonntag im Restaurant Innere Enge ergötzte Herr Prof. Kälin mit kunstvoller Rede die Gesellschaft und gab der Hoffnung Ausdruck, dass sich zahlreiche Mitglieder und Gäste im nächsten Jahr in Freiburg zu einer ebenso interessanten Tagung wie in Bern einfinden möchten.

Folgende Führungen wurden veranstaltet und fanden rege Teilnahme:

Samstag mittag, 14 Uhr. Prof. F. Baumann. Führung durch das Naturhistorische Museum.

Sonntag nachmittag. 15 Uhr. Frau Dr. Meyer-Holzapfel. Führung durch den Tierpark Dählhölzli. — Dr. O. Morgenthaler, Besichtigung und Demonstrationen der Bienenabteilung der Landw. Versuchsanstalt Liebefeld.

Der Jahresvorstand:

O. Morgenthaler, *Präsident.* F. E. Lehmann, *Vicepräsident.*

S. Rosin, *Sekretär.*

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

3 avril 1948.

Président d'honneur:

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., Kermont, Petit-Saconnex, Genève.

A. Membre à vie:

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires:

*Aboim, A. N., lic. ès sc., Junta de Investigaçoes Coloniais — Entomologia, R. da Junqueira 88, Lisboa, Portugal.
*Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
1) *Anders, Georg, stud. phil., Zoolog. Institut, Zürich.
*Andres, Gert., Dr phil., Zool. Institut der Universität, Bern.
Aubert, J., Dr, Musée zoologique, Lausanne.
1)*Aubert, J., Beaux-Arts 6, Neuchâtel.
*Aubert, S., lic. sc., Philosophes 26, Yverdon.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, 10, rue Beau-Séjour, Lausanne.
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne,
1) *Bernasconi, Antonio, lic. sc. nat., Zoologisches Institut, Pérolles. Fribourg.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.
Bieber, Alb., Dr, Rennweg 34, Basel.
1) *Binder, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
1) *Binder-Neeser, J., Mme, chemin Krieg 18, Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, 5, quai du Mont-Blanc, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 4, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.

Bluntschli, H., Prof. Dr, Aebistrasse 9, Bern.
*Böni-Geiger, A., Dr, Gymnasiallehrer, In den Klosterreben 15, Basel.
*Bösiger-Ensner, E., cand. phil., Kasernenstrasse 34, Basel.
*Bovet, Daniel, Dr, Institut Pasteur, Paris.
Bovey, P., Dr, Entomologiste Stat. féd. essais vit., Lausanne.
[1]) Bretscher, Alfred, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
[1]) *Brunold, E., Frl., cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.
*Burckhardt, Dietrich, cand. phil., Sevogelstr. 81, Basel.
*Bürger, André, Assistant, Institut Zool., Université, Neuchâtel.
*Burla, Hans, stud. phil., Wibichstr. 33, Zürich 37.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Barlangkutató Intézete Kolozsvár (Hongrie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Rankin Rd, Brielle, N. J., U. S. A.
Delachaux, Th., Dr, Chemin à Jean, Corcelles (Neuchâtel).
Dohrn, R., Prof. Dr, Stazione zoologica, Aquario, Via nazionale, Napoli (Italie).
Dottrens, E., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, faub. du Crêt 23, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Anc. Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, route de Florissant 45 *ter*, Genève.
*Fischberg, Michael, Dr, Zoolog. Anstalt, Rheinsprung, Basel.
*Florin, J., Dr, Greifenstr. 25, St Gallen.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Castel Riant en Manfroi, Nyon (Vaud).
[1]) *Fritz, W., cand. phil., Wenkenstrasse 18, Riehen, Basel.
*Gallera, J., Dr phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
[1]) *Gander, Ralf, cand. phil., Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
[1]) *Geiger, Wolfgang, cand. phil., Wettsteinallee 29, Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., Dr, Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*Gisin-Metzger, Hans, Gymnasiallehrer, Römerfeldstr. 1, Riehen (Basel).

Gisin, Hermann, D^r^, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Gloor, H., P. D., D^r^, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
[1]) *Göhringer, Rudolf, cand. phil., Grenzacherstrasse 86, Basel.
*Graber, Hans, Sekundarlehrer, Hohenklingenstr. 41, Zürich-Höngg.
*Guénin, A., Assistant, Institut Zool., Université, Lausanne.
Güntert, H., D^r^, Herrengasse, Schwyz.
Guyénot, E., Prof. D^r^, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Hadorn, E., Prof. D^r^ phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
*Haller, P. H., D^r^ phil., Gundeldingerstr. 91, Basel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau D^r^, Ottostr. 20, Chur.
Handschin, Ed., Prof. D^r^, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Prof. D^r^, Zoolog. Garten, Basel.
[1]) *Hilfiker, Adolf, stud. phil., Zoolog. Garten, Basel.
[1]) *Hodler, Felix, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
[1]) *Hoffmann, Lukas, stud. phil., Schönenberg, Pratteln.
[1]) *Hoffmann, Roger, cand. phil., Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
Hofmänner, Barthol., D^r^, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*Huber, A., D^r^, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
*Huber, W., D^r^, Reiserstrasse 59, Olten.
*Hübscher, H., D^r^, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.
*Humbel, E., dipl. Naturwiss. E.T.H., Bahnhofplatz 1, Brugg.
[1]) *Jenni, Werner, Gymnasiallehrer, Ottenbergstr. 36, Zürich 49.
Kaelin, J., Prof. D^r^, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., D^r^, Marschalkenstr. 78, Basel.
Knopfli, W., D^r^, Stauffacherstrasse 9, Zürich 4.
[1]) *Koch, Joseph, cand. phil., Löbernstr. 17, Zug.
*Kocher, Cl., D^r^, Grenzacherstr. 80, Basel.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., D^r^, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
*Kupka, E., D^r^ phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
Lehmann, F. E., Prof. D^r^, Kuhnweg 10, Bern.
[1]) *Lindenmann, Walter, stud. phil., Rittergasse 8, Bottmingen, Basel-land.
Linder, C., anc. prof., D^r^, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
Lotmar, Ruth, Frl. D^r^, Firma Geigy A.G., Basel.
*Lüscher, M., D^r^, Morystrasse 6, Riehen, Basel.
*Lutz, H., D^r^, Gürtelstr. 8, Chur.
Mandach (von) Ervin, D^r^ med., Schaffhausen.
*Margot, Alix, Mlle D^r^, Lab. de Zool., Université, Lausanne.
Matthey, R., Prof. D^r^, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Menzel, R., D^r^, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
Mermod, G., D^r^, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., D^r^, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Meyer-Holzapfel, M., Frau D^r^, Dalmaziquai 149, Bern.

Michel, F., Dr, Niesenstrasse 17, Thun.
Mislin, H., Dr, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
[1]) *Morgenthaler, Hans, cand. phil., Talbrünnliweg 33, Liebefeld, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung. Bern-Liebefeld.
*Moser, Hermann, stud. phil., Spalenberg 29, Basel.
Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Nadig, Ad., Dr jur., Loestrasse, 46, Chur.
Nadig, Ad., Dr, Lyceum, Zuoz.
Naef, A., Prof., Dr, Faculty of Science Abbassia, Le Caire (Egypte).
*Narbel, M., Mlle, Dr, 39 boulevard Grancy, Lausanne.
Neukomm, Serge, Dr, Policlinique médicale universitaire, Zurich.
Noll, H., Dr, Spalentorweg 27, Basel.
Nüesch, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
[1]) *Oprecht, Frl. Eva, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
*Perrot, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
*Piquet, J. Mlle, Dr, 25, boulevard Georges-Favon, Genève.
Plattner, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
Ponse, Kitty, Mlle, Prof. Dr, Institut de Zoologie exp., route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
Quartier, Archibald, Inspecteur cantonal de la pêche, Neuchâtel.
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Buschstr. 22, Bonn a/Rhein. (22 c) Britische Zone Deutschland.
*Reiff, M., Dr, Rosentalstr. 9, Basel.
*Reinhardt, H., Dr, Bruderhofweg 16, Zurich 6.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Rey, A., Dr, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
*Rosin, S., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
*Roth, Hermann, Dr, Thunstr. 47, Bern.
[1]) *Roetheli, Adolf, Zool. Institut der Universität, Bern.
[1]) *Sager, Frl. Esther, Ackerstr. 44, Basel.
Sandreuter, Frl. H., Dr phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
Schaeppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7
*Schäfer, Hermann, Dr phil., Burgfelderstr. 22, Basel.
[1]) *Schäfer, Rud., stud. phil., Widmannstr. 9, Liestal.
Schäffer, Käthe, Frl., Dr, Schweiz. Tropen-Institut, Socinstr., Basel.
Schaub, S., Dr, Breisacherstrasse 35, Basel.
Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
Schifferli, A., Dr, Sempach.

SCHINZ, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich 7.
SCHMASSMANN, W., Dr, Kant. Wasserwirtschafts Experte Langhagweg 7, Liestal.
SCHMELZ, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*SCHMID, H., Dr méd., rue du Stand, Bienne.
*SCHMIDT-EHRENBERG, L., Fräul. Dr, Susenbergstrasse 93, Zürich.
SCHNEIDER-ORELLI, O., Prof., Dr. Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
SCHÖNMANN, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
SCHOPFER, W. H., Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.
*SCHREYER, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
SEILER-NEUENSCHWANDER, J., Prof., Dr, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
*STÄUBLE, Aloys, Dr., Institut Bethlehem, Immensee.
*STAUFFER, Erwin, Dr, In den Klosterreben 48, Basel.
STEINER-BALTZER, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
STEINER, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
STEINER, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
STEINMANN, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
STOHLER, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*STOLL, Eva, Frl., Dr, Weinplatz 3, Zürich 1.
STRAUSS, F., Dr med., Stadtbachstr. 46, Bern.
[1]) *STUDER, Marcel, Crêt-Vaillant, 3, Le Locle.
*SUTTER, E., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
THEILER, A., Prof., Dr, Sternhalde 6, Luzern.
*TOBLER, Albert, Dr, Lavaterstrasse 2, Zürich 81.
TÖNDURY, G., Prof. Dr, Keltenstrasse 37, Zürich 7.
[1]) *TSCHUMI, Pierre, Weyermatt, Nidau b. Biel.
*ULRICH, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
VALLETTE, M., Mlle, Dr, rue du Cloître, 2, Genève.
VONWILLER, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
[1]) *WAGNER, Gerhart, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
[1]) *WALDER, Paul, cand. phil., Zool. Institut der Universität, Zürich.
WEBER, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
[1]) *WEBER, Rudolf, cand. phil., Hauptstr. 43, Birsfelden.
WELTI, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
WERDER, O., Dr, Kirchliweg 8, St. Gallen 10.
WETTSTEIN, E., Prof. Dr, Freiestrasse 139, Zurich 7.
WIESMANN, R., Dr, Wilh. Denzstrasse 52, Binningen, Baselland.
WILDHABER, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*WIRZ, Käthi, Frl., Dr, Zoologische Anstalt der Universität, Basel.
*WOKER, Hanspeter, Dr, Hochstrasse 39, Zürich 7.
ZEHNTNER, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).

ZINKERNAGEL, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).

[1]) *ZUBER, M., Mlle, agrégée des Sc. naturelles, Station zoologie exp. 154, Malagnou, Genève.

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux étudiants.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr E. DOTTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 55, Nos 5 à 24. — Juin 1948

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Berne les 3 et 4 avril 1948

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Bern, den 3. und 4. April 1948

No 5. **Kitty Ponse**, Genève. — Actions paradoxales des hormones génitales [1].

Les hormones génitales, étant des stéroïdes, ont une parenté de structure manifeste. Androgènes, oestrogènes et hormones progestatives sont des variations sur un thème, le stérane. Cependant chacune de ces trois catégories d'hormones conserve une individualité chimique et le passage de l'une à l'autre, même *in vivo*, est très difficile. En particulier, la déméthylation en 10 et l'aromatisation du premier cycle hexagonal A. C'est ce qui confère aux oestrogènes une haute spécificité. Les androgènes exercent leur action à 13-100 γ, les oestrogènes déjà à 0,1 γ, la progestérone à 1000 γ.

Classiquement, il y a spécificité de structure, d'origine, d'action, et action sur des récepteurs spécifiquement mâles (système Wolffien) ou femelles (système Müllérien) ou sur des récepteurs ambosexuels (sinus urogénital et tubercule génital).

Les actions de ces hormones sont positives, stimulantes, ou négatives inhibitrices (arrêt de croissance des plumes par l'hormone femelle ou mâle, absence de coalescence des canaux collecteurs du rein sous l'action de l'ovaire chez les Tritons, disparition du système Müllérien par action inhibitrice de l'hormone mâle à un stade critique).

Ces actions se combinent pour modeler le phénotype sexuel dès les stades embryonnaires. Ainsi la castration de jeunes larves de Tritons (de Beaumont, 1927) aboutit à un type neutre adulte, indiscernable à partir des deux sexes : il est caractérisé par une petite crête dorsale, une papille cloacale de taille moyenne, des canaux rénaux coalescents. Chose curieuse, ce castrat larvaire ne ressemble ni à la larve, ni à la femelle adulte (l'ovaire exerce précocement une série d'actions inhibitrices), mais au type mâle adulte. Le testicule

[1] Résumé de la conférence, laquelle paraîtra in extenso dans le fascicule 3 du tome 55 de la *Revue*.

ne fait que renforcer certains processus et déclenche des sécrétions. On a, en somme, une pseudomasculinisation paradoxale en l'absence de testicule.

Les expériences de castration que Moore a réussies sur embryons d'Opossum âgés de 20 jours, dans la poche marsupiale maternelle, contredisent apparemment les résultats acquis chez le Triton. Dans ce cas, l'histogenèse sexuelle normale se déroule jusqu'au moment où l'hypophyse entre en activité (100e jour), et ceci en l'absence de toute gonade. Il y a donc différenciation sexuelle autonome, comme chez les Insectes castrés. Ceci a conduit Moore à nier toute participation des hormones génitales à l'histogenèse sexuelle. Pour lui, il y a déterminisme génétique, chromosomique, de la différenciation sexuelle primaire, comme on le croyait autrefois.

Ceci ne concorde pas avec les faits de masculinisation ou de féminisation embryonnaires observés dans les cas des free-martin, des parabiontes expérimentaux de Batraciens et des greffes d'ébauches sexuelles d'Humphrey, ni avec les résultats acquis chez le Triton. Jost apporte l'explication de cette contradiction en réussissant la castration *in utero* d'embryons de Lapins, âgés de 19 à 23 jours. Pratiquée trop tardivement, le 23e jour, on n'observe aucune conséquence de cette ablation: mâles et femelles se différencient normalement, comme chez l'Opossum. Pratiquée plus tôt, l'effet de la castration est d'autant plus net que l'opération est plus précoce. Si l'on castre à 19 jours, il y a arrêt de l'évolution mâle, suppression de la prostate et régression du tractus Wolffien. Rien de pareil après castration unilatérale, ou totale, combinée avec la greffe testiculaire embryonnaire, ou l'implantation d'un cristal d'androgène. L'histogenèse mâle se déroule normalement.

Chez les femelles castrées, il y a simple retard d'évolution; il semble que l'opération doive être reprise à une date plus précoce encore. Le fait capital, c'est l'existence de stades critiques de détermination des ébauches, au cours desquels elles sont sensibles aux hormones des gonades embryonnaires. Moore probablement a enregistré des échecs, par suite d'opérations pratiquées trop tardivement, après les phases sensibles.

Un autre résultat sensationnel de Jost est la féminisation paradoxale des embryons de Lapins mâles castrés qui édifient des trompes, des cornes utérines, un vagin Müllérien, un canal urétro-vaginal et un tubercule de type féminin.

J'ai rapproché ce fait étonnant de la pseudomasculinisation des castrats larvaires de Triton; dans les deux cas, il s'agit de processus morphogénétiques complexes et non de la persistance d'un état larvaire initial. Doit-on parler d'autodifférenciation du système Müllérien chez les Lapines et du système Wollfien chez les Tritons, ou n'y a-t-il pas intervention d'hormones sexuelles tirant leur origine d'une autre glande ?

L'examen de la zone X cortico-surrénalienne et de sa fonction andromimétique certaine, mise en évidence par Price, Greene et Burrill, et par Davidson et Moon, les faits de virilisation par tumeurs de la cortico-surrénale, l'excrétion exagérée d'androgènes et d'oestrogènes dans ces cas, et l'extraction directe de ces hormones du cortex surrénalien, met hors de doute le fait que la surrénale est un réservoir non négligeable d'hormones sexuelles, même chez les sujets normaux (persistance après castration). On pourrait dès lors expliquer les actions paradoxales citées plus haut par l'intervention de la surrénale des embryons castrés dans l'histogenèse sexuelle.

On connaît de nombreux cas de féminisation par un organe d'aspect ou de nature testiculaire (régénérats intersexués d'ovaires gauches chez les Poules ovariotomisées, pseudohermaphrodites à testoïdes, séminomes testiculaires, greffes de testicules sur Tritons, Lézards, Poules) et on a extrait du testicule des quantités variables d'oestrogènes.

On connaît également l'action masculinisante paradoxale des ovaires: testoïdes induits chez l'embryon et l'adulte, et dysfonctions hypophyso-ovariennes diverses. Ovariotomie subtotale, ovaires d'hybrides d'espèces, ovaires greffés dans l'oreille, action gonadotrope exagérée d'extraits hypophysaires, de prolan gravidique ou des oestrogènes à fortes doses prolongées.

Mais on ignore quels androgènes sont produits dans les ovaires polykystiques ou pseudolutéinisés, et on n'a jamais extrait d'androgènes des ovaires normaux.

Les hormones pures, oestradiol et testostérone, exercent aussi des actions paradoxales.

La masculinisation s'obtient chez les Têtards par la folliculine impure ou par l'oestradiol en solution aqueuse, tandis qu'appliquée en solution huileuse, cette hormone provoque une féminisation orthodoxe (Gallien). Mais cela n'est pas dû à une transformation

métabolique *in vivo* de l'hormone femelle en hormone mâle, mais au dosage utilisé. Une même hormone pure, l'oestradiol, administrée de la même façon (solution aqueuse), à un même lot de Têtards, féminise à faibles doses, masculinise à fortes doses, et provoque la formation d'ovotestis à doses intermédiaires. Dans ce dernier cas, le seuil de réaction à la stimulation androgène est plus bas dans le récepteur médullaire, à potentialités mâles, que le seuil d'inhibition du cortex périphérique, à potentialités ovariennes.

A côté de l'action morphogène des hormones, il faut tenir compte de la réaction du récepteur.

La constitution génétique peut anormalement abaisser les seuils de réaction des récepteurs et de façon différente dans les deux sexes. C'est ce qui explique les réactions paradoxales monstrueuses des gonoductes et du sinus urogénital chez les embryons d'Opossums directement testostéronisés ou oestrinisés, dès le 4e jour de la vie marsupiale. Les doses énormes utilisées (jusqu'à 5 mg. de testostérone par jour) déclenchent des effets discordants. L'hormone mâle provoque l'hypertrophie extraordinaire du système Müllérien, surtout chez les femelles, l'oestrogène engendre une évolution aberrante du système Wolffien. Le sinus se kératinise comme un vagin en réaction oestrale, ce qui peut supprimer la formation de la prostate.

Déconcerté par ces résultats paradoxaux, n'observant ni spécificité d'origine, ni spécificité d'action, ni spécificité de réaction, Moore dénie tout rôle aux hormones dans l'histogenèse sexuelle et, tenant compte de ses expériences négatives de castration embryonnaire, estime que seuls les facteurs génétiques, chromosomiques, sont actifs.

Si ces recherches ont eu le mérite d'attirer l'attention sur le conditionnement génétique du niveau des seuils de réaction, elles ne peuvent être comparées ni aux expériences sur les embryons d'autres Mammifères, où les doses actives d'hormones utilisées ont été bien inférieures, ni à ce qui se passe dans la différenciation sexuelle normale. Ces expériences n'en sont qu'une caricature grossière. Avec des doses faibles (5 à 8 γ) par jour, Burns obtient chez l'Opossum une masculinisation orthodoxe des embryons. L'Opossum est un cas *sui generis*.

Il existe, à côté des hormones génitales types, des hormones dites « amphisexuelles », de structure chimique intermédiaire et qui

exercent une action polyvalente: androgène, oestrogène, progestative, vitale, etc. Elles ont été extraites de la surrénale, du placenta, du sang, de l'urine, ou obtenues par synthèse *in vitro*: androstérone, androstènediol, androstènedione, déhydroandrostérone, pregneninolone, etc.

Elles exercent leurs actions polyvalentes à très fortes doses et après un temps de latence prolongé. Elles peuvent changer de valence en cours d'expérience, et d'oestrogènes, devenir progestatives, par exemple.

Il est possible qu'il y ait passage chimique de l'une à l'autre catégorie de corps *in vivo*, mais nous l'ignorons. *In vitro*, ces passages sont difficiles. L'utilisation des isotopes marqués nous renseignera à ce sujet.

Il est certain que l'hypophyse intervient dans la plupart des cas, ce qui explique la nécessité d'utiliser de fortes doses et un temps de latence prolongé. Mais certaines actions amphisexuelles sur l'utérus et le vagin se réalisent même chez les hypophysectomisés.

La pregneninolone, ou éthinyltestostérone, ou anhydro-20-21, oxy 17, progestérone est le type de ces hormones: androgène, progestative complète et même passagèrement oestrogène.

Mais les hormones pures, testostérone et oestradiol, peuvent exercer des actions amphisexuelles, non seulement sur Têtards et Opossums, mais encore sur Mammifères (Rongeurs et Primates), castrés. L'hormone mâle est pratiquement aussi polyvalente que la pregneninolone à fortes doses chez la Femme et les Singes.

Ainsi, ni la spécificité d'origine, ni la spécificité de constitution chimique, ni la spécificité d'action, ni la spécificité de réaction, ne sont respectées dans ces réactions paradoxales. A fortes doses, il y a polyvalence multiple, avec mécanismes pluriglandulaires, où l'hypophyse, la surrénale et les gonades jouent un rôle réciproque. La sexualité normale résulte d'un équilibre précaire facilement troublé et la pathologie fait rapidement son apparition.

Ces expériences mettent en relief la nécessité de tenir compte des données de la chimie, de l'endocrinologie, de la mécanique embryonnaire, et de la génétique. A côté de l'action puissante, morphogène, des hormones, il y a la capacité réactionnelle des récepteurs, déterminée embryologiquement et génétiquement.

N° 6. **Etienne Wolff et Françoise Dubois.** — Sur la migration des cellules de régénération chez les Planaires. Avec 6 figures dans le texte.

On sait que la régénération des Planaires d'eau douce est effectuée par des cellules spéciales, appelées « Stammzellen » ou « cellules souches » en 1894 par Keller. Nous proposons de les appeler « néoblastes », terme fréquemment employé pour désigner les cellules de régénération des Annélides. Ces cellules sont actuellement considérées par la plupart des auteurs comme distinctes des cellules du parenchyme par leur structure et leurs propriétés; ce sont de véritables cellules embryonnaires qui ont conservé des potentialités très étendues; elles participent à la reconstitution de n'importe quelle partie de l'organisme.

Peuvent-elles à elles seules constituer un blastème de régénération et reformer la partie manquante ? Sont-elles capables d'effectuer des migrations de grande amplitude, ou la régénération ne fait-elle appel qu'aux néoblastes les plus voisins de la région mutilée ? C'est à ces deux problèmes que nos recherches apportent une contribution.

Nous expérimentons sur la Planaire *Euplanaria lugubris* Hesse, à l'aide d'une technique d'irradiation localisée utilisant les rayons X. Toutes les expériences sont faites à la température constante de 15°.

I. *Destruction élective des cellules de régénération par les rayons X.*

Nous vérifions d'abord que les Planaires irradiées *in toto* avec une dose suffisante de rayons X (2.500 à 3.500 r.) sont incapables de régénérer, en quelque point de l'organisme que ce soit. Ce résultat vérifie les observations antérieures de Curtis et Hickman (1926) et Chevtchenko (1938). Les Planaires irradiées survivent quelque temps à l'irradiation; elles meurent infailliblement au bout de 4 à 6 semaines. Les rayons X détruisent donc électivement les cellules de régénération.

2. *Démonstration de la migration des cellules de régénération.*

Si l'on irradie avec la même dose une région précise de la Planaire, on détruit les cellules de régénération de cette région. Si la régénération a lieu quand même, c'est qu'elle fait appel à des néoblastes de la partie non irradiée. Nous irradions par exemple la région située en avant de la base du pharynx, limitée par une ligne transversale (fig. 1). Si nous coupons la tête de la Planaire en

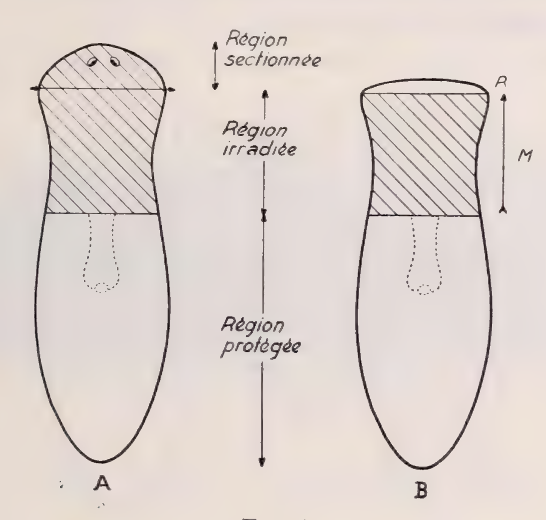


FIG. 1.
Irradiation de la région antérieure au pharynx.
A. Sujet au moment de la section.
B. Régénération un mois après.
R. Jeune régénérat.
M. Sens de la migration.

N.B. — Toute la région hachurée sur la fig. I A est soumise à l'irradiation

arrière des yeux le lendemain de l'irradiation, nous constatons que la régénération se produit. Mais elle est différée par rapport aux témoins. Chez ceux-ci, la régénération commence immédiatement; elle est complète en 8 jours. Chez les opérés, la régénération commence au bout de 28 à 30 jours, elle est achevée 8 jours plus tard. Cette différence correspond au temps mis par les néoblastes pour effectuer leur migration à travers la région irradiée.

La durée de la migration est fonction de l'espace à parcourir. Nous divisons arbitrairement les Planaires en 10 unités de longueur. Nous irradions des territoires de longueur variant entre 2 et

8 unités; la région de la tête que nous sectionnons correspond à 1 unité. La migration aura donc une amplitude de 1 à 7 unités. Elle s'effectue en 10 jours pour une unité, en 102 jours pour 7 unités. Elle est en gros proportionnelle à la distance à parcourir, mais plus lente, comme la régénération normale elle-même, dans les régions postérieures que dans les territoires antérieurs.

L'existence et la possibilité de migrations très étendues des cellules de régénération sont donc démontrées (E. Wolff et F. Dubois, 1947 *a* et *b*).

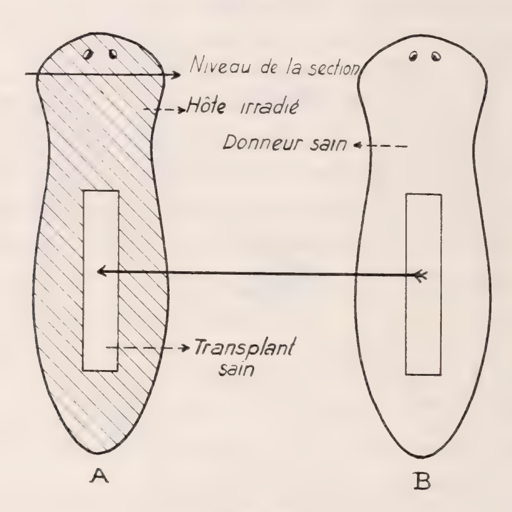


Fig. 2.
Schéma de l'expérience de transplantation d'un morceau sain d'un donneur B dans un hôte irradié A.

3. *Nouvelle démonstration de la migration des cellules de régénération.*

Des expériences qu'effectue actuellement l'un de nous (F. Dubois, 1948 *a*) mettent en évidence de manière saisissante la migration des néoblastes. Des Planaires sont irradiées *in toto*, de manière à détruire complètement les cellules de régénération. Un fragment rectangulaire est découpé à l'emporte-pièce au milieu du corps d'une Planaire (fig. 2 A) et remplacé par un transplant de même forme et de mêmes dimensions, issu d'une Planaire non opérée (fig. 2 B). Quand le greffon est soudé à l'hôte, on coupe la tête de celui-ci. Après un temps qui varie suivant la distance du greffon à la surface de section, un blastème de régénération se

constitue au niveau de la section et une tête normale est régénérée. Les cellules de régénération ne peuvent venir que du greffon. Les Planaires ainsi traitées survivent, alors que les témoins meurent infailliblement dans un espace de 3 à 4 semaines.

L'expérience est particulièrement démonstrative quand le donneur et l'hôte ont une pigmentation très différente. La figure 3 représente un greffon très sombre dans un hôte clair. Le blastème de régénération et la tête qui en dérive prennent d'emblée la pigmentation foncée de l'hôte, ce qui matérialise la provenance et la migration des néoblastes. On sait que les jeunes régénérats sont

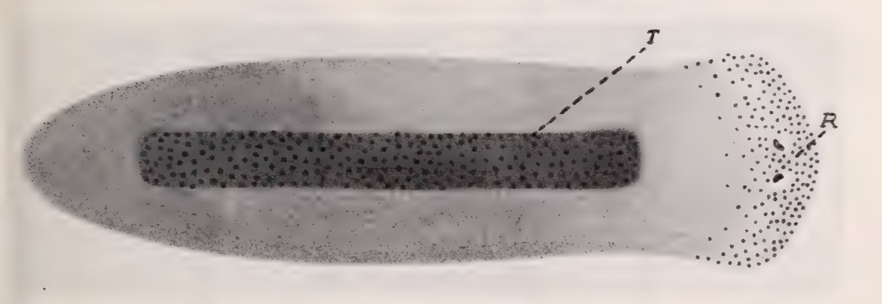


Fig. 3.
Résultat de l'expérience de greffe; en R, régénérat présentant la même teinte de fond que le transplant T.

clairs et transparents au début. On observait cependant dès les premiers jours une différence de pigmentation entre l'hôte et le régénérat, et cette différence s'accentue de jour en jour, de telle sorte que la tête et le transplant ont la même teinte de fond.

4. *Facteurs qui provoquent la migration des cellules de régénération. La notion d'appel de migration.*

La migration des cellules de régénération est-elle spontanée ou n'est-elle déclenchée que par certains facteurs ? Pour résoudre ce problème, nous irradions la région antérieure (longueur: 4 unités) de Planaires que nous divisons en deux lots *a* et *b*.

a) On sectionne les têtes immédiatement après l'irradiation. La régénération est effective au bout de 28 à 30 jours, conformément aux résultats du paragraphe 2.

b) Les têtes sont sectionnées après un délai de t jours ($t = 15$ à 30 jours). On constate que la régénération ne se produit qu'après $t + 30$ jours, ce qui prouve que la migration ne commence qu'après la mutilation et qu'elle est déclenchée par elle.

Nous nous sommes demandé si une amputation, telle que la section de la tête, est nécessaire au déclenchement de la migration. Nous avons pratiqué, au niveau de la tranche postérieure de la tête, une incision franche, dont la réparation ne fait pas intervenir

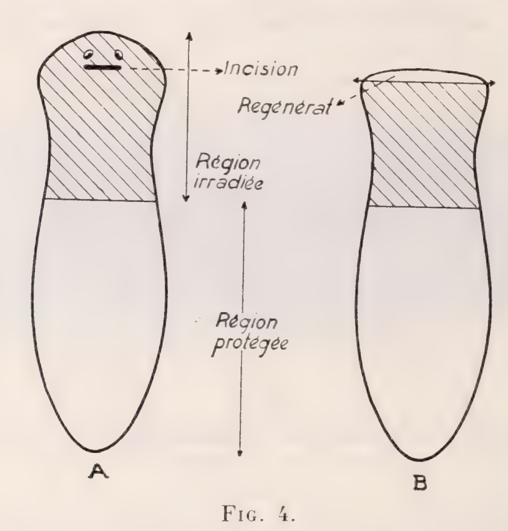


Fig. 4.
Migration déclenchée par une incision franche.
A. Sujet après l'incision.
B. Sujet régénérant dès la section.

normalement de régénération, mais une simple cicatrisation. Cette incision peut être unique ou répétée. Les cellules de régénération doivent effectuer une migration de 3 unités pour arriver à ce niveau (fig. 4). Si celle-ci se produit, les cellules de régénération seront en place au bout de 30 jours. Nous sectionnons la tête à ce niveau, 30 jours après la première incision. La régénération commence immédiatement, ce qui prouve que l'incision a suffi à provoquer l'appel des néoblastes.

Nous sommes amenés à penser qu'il existe un système de corrélations entre les différentes régions d'une Planaire, en ce qui concerne le déclenchement de la migration des néoblastes. Dans nos expé-

riences, nous voyons un appel se transmettre depuis la surface de section jusqu'à la région saine, à travers toute la région irradiée. Ces corrélations sont-elles humorales ou nerveuses ? Le problème est à l'étude mais n'est pas encore résolu (E. Wolff et F. Dubois, 1947 *c*).

5. *La migration dans la régénération normale.*

L'appel de la migration se transmet-il dans les conditions normales à toutes les parties d'une Planaire ? Les migrations de

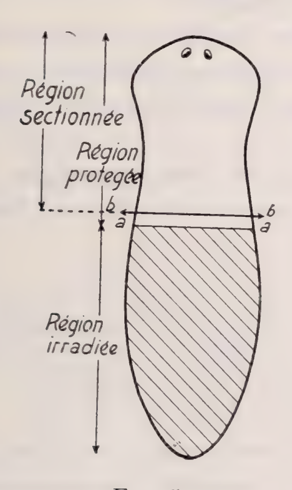


Fig. 5.
Régénération immédiate à partir d'une bande étroite de tissus sains.

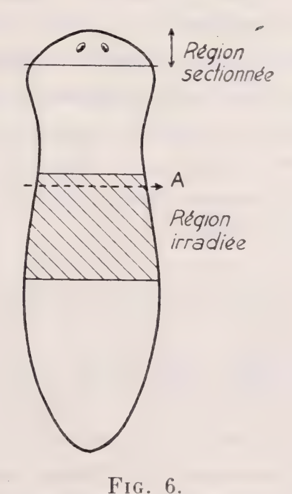


Fig. 6.
Irradiation d'une bande médiane. En A, région sectionnée trois semaines après l'irradiation et l'amputation de la tête. La régénération commence immédiatement.

grande amplitude ne se produisent-elles que chez les Planaires irradiées partiellement ? On peut objecter aux expériences qui viennent d'être relatées qu'elles ne se placent pas dans les conditions normales de la régénération. Le fait que la régénération des Planaires irradiées partiellement demande un délai plus long que la régénération des témoins prouve que, dans les conditions normales, le blastème ne comporte pas, du moins au début, de cellules provenant de territoires lointains. On sait que de très petits fragments de Planaires peuvent régénérer une tête. D'autre part une Planaire

entière peut régénérer une tête à partir d'une bande étroite de tissus. C'est ce que montre l'expérience suivante.

Toute la région postérieure d'une Planaire, en arrière d'une ligne *aa*, est irradiée. On sectionne la région antérieure juste en avant de la ligne *aa*, en *bb* (fig. 5). La mince bande de tissus sains (1 à 2 mm.) comprise entre *aa* et *bb* régénère immédiatement une tête, même après plusieurs amputations. On pourrait penser que l'appel ne s'exerce pas sur une grande étendue, si le régénérat dispose de néoblastes dans son entourage immédiat, comme c'est le cas dans l'expérience qui vient d'être relatée.

La section de la tête ou toute autre mutilation mobilise-t-elle toutefois les néoblastes dans des régions éloignées du corps ? L'expérience suivante, réalisée récemment par l'un de nous (F. Dubois, 1948 *b*), répond à la question.

Des sujets sont irradiés, au niveau du pharynx, suivant une bande transversale large de deux ou trois unités. Ils sont divisés en deux lots.

a) Dans un premier lot, les sujets sont laissés tels quels. Au bout de 12 à 15 jours, la zone irradiée se nécrose profondément et se désagrège. Certains sujets meurent, les autres s'autotomisent et, après élimination de la zone nécrosée, ils peuvent régénérer.

b) Dans un deuxième lot, les sujets sont amputés de leur tête dès l'irradiation. La tête, bien entendu, régénère immédiatement. On constate alors qu'il n'apparaît pas de nécroses graves dans la zone irradiée; ou s'il se forme de petits foyers de nécroses, ceux-ci se réparent et s'effacent très rapidement. La zone irradiée reste saine. Si l'on sectionne les sujets dans la région antérieure de la bande irradiée (fig. 6, en A), trois semaines après l'irradiation, *la régénération commence immédiatement* et reproduit une tête. Le pouvoir de régénération de cette zone irradiée, de même que sa capacité de réparer les lésions dues à l'irradiation, prouve que la migration des cellules de régénération s'est produite de la région postérieure du corps vers la bande irradiée, et qu'elle a été déclenchée par l'amputation de la tête dans la région saine.

Nous sommes donc en droit de conclure que, dans les conditions normales, l'appel de migration s'étend de la région mutilée à toutes les parties du corps.

6. *La réparation des lésions et le rôle des néoblastes.*

Dans toutes les expériences d'irradiation effectuées jusqu'à ce jour, on constate que les cellules migratrices ne participent pas seulement à la régénération des parties mutilées, elles réparent aussi les lésions de moindre importance qu'elles rencontrent sur leur trajet.

La partie antérieure irradiée d'une Planaire dégénère infailliblement au bout de 4 à 6 semaines, comme un individu irradié totalement, si l'on ne provoque pas l'appel des cellules migratrices. Au contraire, si l'on provoque cet appel dans la région céphalique, soit par une amputation, soit par une simple incision, toute la partie irradiée répare ses lésions et survit. Les foyers de nécrose provoqués par l'irradiation et qui se manifestent à partir du 15e jour disparaissent progressivement. Ils sont comme balayés par le flux des cellules migratrices. La réparation se fait d'arrière en avant; la régression des foyers de nécrose jalonne en quelque sorte le trajet parcouru par les néoblastes sains. Elle matérialise le front atteint par eux. Celui-ci correspond au niveau que l'on peut déduire des expériences sur la migration.

L'étude histologique confirme ces observations. On voit les néoblastes sains repeupler progressivement, d'arrière en avant, la région irradiée de la Planaire. Par ailleurs, on ne voit aucune autre cellule en mitose normale en avant de la région atteinte par les néoblastes. Il est probable que l'irradiation n'empêche pas seulement les divisions des néoblastes, mais qu'elle inhibe toute mitose dans la région affectée. C'est ce qui explique qu'un individu ou un tronçon de Planaire irradié est irrémédiablement voué à la mort, s'il n'est pas colonisé par des néoblastes sains.

On peut envisager que les cellules de régénération jouent un double rôle dans la région irradiée des Planaires.

1° Elles édifient à elles seules le blastème de régénération, sans la collaboration d'aucun autre tissu de l'organisme.

2° Elles seules peuvent réparer les lésions locales des différents tissus de la région irradiée.

Ainsi les néoblastes migrateurs paraissent être les seules cellules capables de se diviser, de régénérer et d'effectuer les simples remplacements tissulaires indispensables à la survie de la région irradiée. Elles manifestent ainsi leurs multiples potentialités, plus

précisement leur totipotence, à l'égal de très jeunes cellules embryonnaires, dont elles conservent les propriétés.

On peut se demander si ces éléments ne jouent pas un rôle analogue non seulement dans la régénération habituelle, mais encore dans la vie normale des Planaires. Certains auteurs, en particulier Curtis (1902), Lang (1912-13) et Bartsch (1923) ont insisté sur le fait qu'on ne voit jamais de mitoses dans l'épiderme; d'après Bartsch, le remplacement de l'épiderme serait consécutif à l'insinuation de « cellules souches » entre les cellules épithéliales. Ces cellules de régénération seraient seules capables de se diviser, elles perdraient cette propriété après différenciation. Nous pensons apporter un nouvel argument en faveur de cette conception.

(Laboratoire de Zoologie et d'Embryologie expérimentale de la Faculté des Sciences de Strasbourg et du C.N.R.S.)

BIBLIOGRAPHIE

1894. Keller, J. *Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Süsswasser-Turbellarien.* Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. 28, p. 370.

1902. Curtis, W. C. *The Life History, the Normal Fission, the Reproductive Organs of Planaria maculata Troc.* Boston Soc. Nat. Hist., 30, p. 515.

1912. Lang, P. *Über Regeneration bei Planarien.* Archiv f. mikrosk. Anat., 79, p. 361.

1923. Bartsch, O. *Die Histogenese der Planarienregenerate.* Archiv f. mikrosk. Anat., 99, p. 187.

1926. Curtis, W. C. et Hickman, J. *Effects of X-rays and radium upon regeneration in planarians.* Anat. Record, 34, p. 145.

1939. Chevtchenko, N. N. *Migration of regeneration material in planarians.* Bull. Biol. et Méd. expér. U.R.S.S. (en russe, résumé en anglais), 6, p. 276.

1947. Wolff, E. et Dubois, F. a) *La migration des cellules de régénération et les facteurs qui la provoquent chez les Planaires.* C. R. Ac. Sc., 224, p. 1387.

1947. —— b) *Sur une méthode d'irradiation localisée permettant de mettre en évidence la migration des cellules de régénération chez les Planaires.* C. R. Soc. Biol., 141, p. 903.

1947. —— c) *Sur les facteurs qui déclenchent la migration des cellules de régénération chez les Planaires.* C. R. Soc. Biol., 141, p. 906.

1948. DUBOIS, F. a) *Démonstration de la migration des cellules de régénération des Planaires par la méthode des greffes et des irradiations combinées.* C. R. Ac. Sc., 226, p. 1316.

1948. —— b) *Sur les conditions de la migration des cellules de régénération chez les Planaires d'eau douce.* C. R. Soc. Biol., séance du 13 mars.

1948. —— c) *Sur une nouvelle méthode permettant de mettre en évidence la migration des cellules de régénération chez les Planaires.* C. R. Soc. Biol., séance du 17 avril.

No 7. **M. Lüscher,** Paris-Basel. — Gewebekultur „in vivo" bei *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). Mit 4 Textabbildungen.

Laboratoire d'Evolution des Etres Organisés, Université de Paris.

Zur Untersuchung der Wirkung von Stoffen auf die einzelne Zelle eines Organismus greift man gewöhnlich zur Methode der Gewebekultur *in vitro.* Bei dieser Methode arbeitet man mit Geweben und Einzelzellen, die sich in einem vollkommen künstlichen Milieu befinden. Möglicherweise reagieren nun aber die Einzelzellen, die sich im natürlichen Milieu befinden, oder die direkt mit dem Organismus in Verbindung stehen, anders auf die verabreichten Stoffe. Die an isolierten Zellen der Gewebekultur beobachteten Resultate lassen sich deshalb nicht ohne Weiteres auf die Zellen des Organismus übertragen. Meistens ist es nun aber gerade unser Endziel, die Wirkung der Stoffe auf die im Verband mit dem Organismus stehende Zelle zu erfahren.

Man hat deshalb Methoden ausgearbeitet, die ein direktes Beobachten der Einzelzellen eines Organismus gestatten. Dies ist ohne Weiteres möglich bei durchsichtigen Wassertieren. So können beispielsweise die Epidermis- und Bindegewebszellen des Schwanzes der jungen, durchsichtigen Larve des Krallenfroschs *(Xenopus laevis)* direkt beobachtet werden. Leider verhindert aber die relative Dicke des Schwanzes die Anwendung stärkster Vergrösserungen.

Bei den undurchsichtigen Landtieren muss zur Beobachtung einzelner Zellen die Haut durch ein durchsichtiges Material, meist

Glas, ersetzt werden. Zur Erhaltung guter optischer Bedingungen müssen die Gewebe in dünner Schicht zwischen zwei Glasplatten gebracht werden. Eine solche Gewebekultur *in vivo* konnte am Kaninchenohr hergestellt werden, doch erfordert die Methode

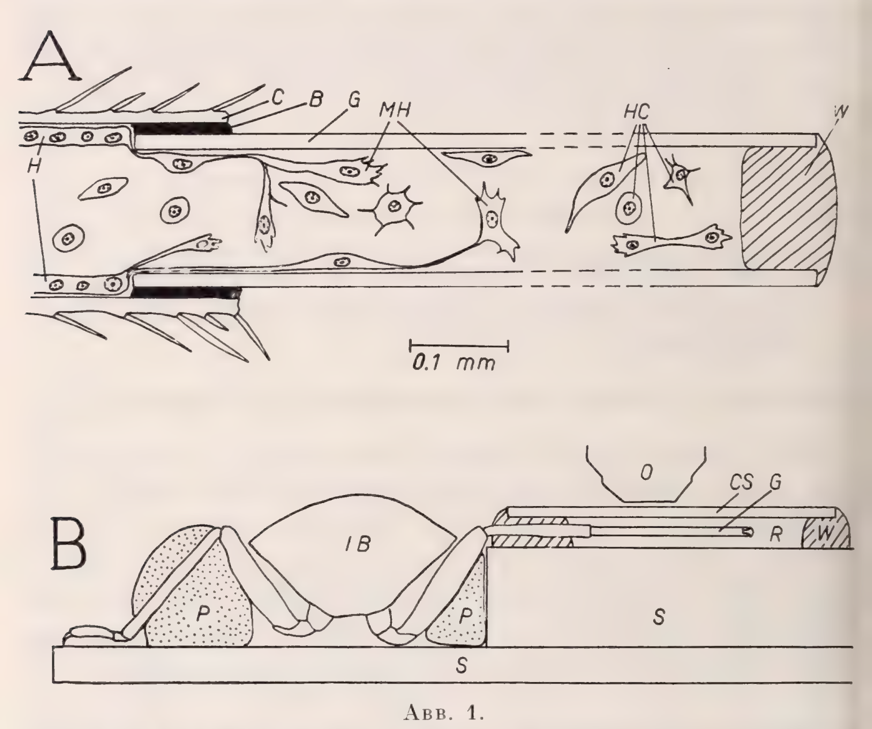


Abb. 1.

Technik der Beobachtungsmethode. **A.** Das in das Bein eingesetzte Glasrohr. **B.** Die Montierung des Präparates. B Koaguliertes Blut, C Cuticula, CS Deckglas, G Glasrohr, HC Haematozyten, IB Insektenkörper (im Querschnitt), MH Wandernde Hypodermiszellen, P Plastillin, R Ringerlösung, S Objektträger, W Wachs.

einen ausserordentlichen Aufwand an Geduld und Geschicklichkeit (Film, gezeigt am 17. Int. Physiol. Congr. Oxford 1947).

Bei Insekten, die einen harten Chitinpanzer haben, sind die Bedingungen für den Ersatz der Cuticula durch Glas günstiger. Es hat sich gezeigt, dass sich die Hypodermiszellen über ein in der dorsalen Abdomenwand von *Rhodnius* eingesetztes Glasfenster ausbreiten und mit der Zeit unter dem Glas ein kompaktes Epithel bilden (V. B. Wigglesworth 1937. J. Exp. Biol., *14*, 364). Die

Hypodermiszellen können in diesem Präparate im auffallenden Lichte beobachtet werden.

Will man nun Einzelzellen eines Insekts unter besseren optischen Bedingungen im durchfallenden Lichte beobachten, so kann man die Cuticula eines Beins durch ein dünnes Glasrohr ersetzen, in das die Gewebe des Beins in kurzer Zeit einwachsen. Ist die Wand des

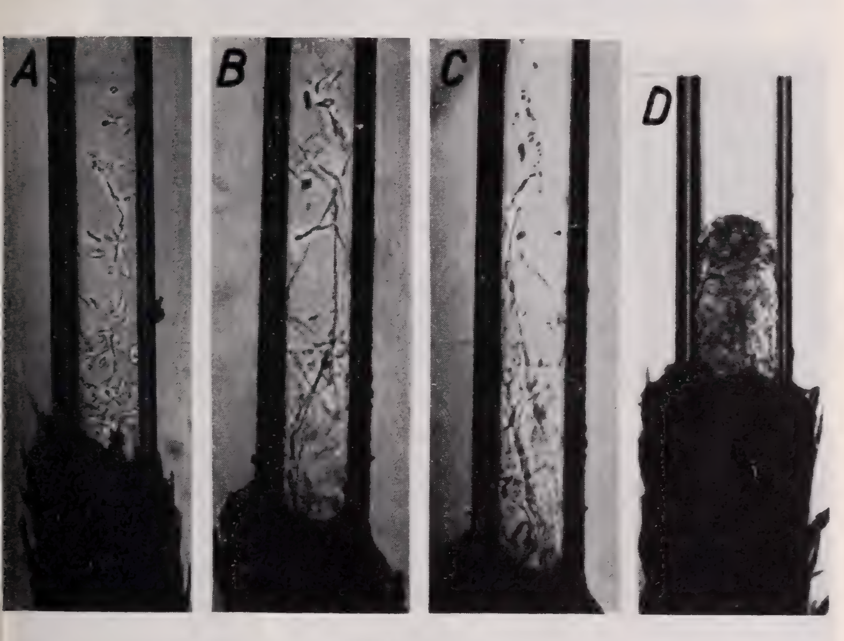


Abb. 2.

Die Entwicklung des Präparates. A. Nach 2 Tagen, Beginn des Auswachsens der Hypodermiszellen, noch viele Hämatozyten, B. Nach 4 Tagen, dichtes Netz von Hypodermiszellen. C. Nach 6 Tagen. D. Nach 10 Tagen, kompaktes Epithel. Vergr. 100 x.

Glasrohrs dünn genug, so hat man trotz ihrer Biegung in der Mitte der oberen Fläche gute optische Bedingungen, sodass hier Einzelzellen auch bei stärkster Vergrösserung (Öl-Immersion) studiert werden können. Zweckmässig macht man die Operation an einer frisch gefütterten *Rhodnius*-Larve des 5. Stadiums, da dann das Insekt ohne Schaden bis zur nächsten Häutung, die nach 25 Tagen erfolgt, bewegungslos auf einem Objektträger montiert bleiben kann.

Die Technik ist in Abb. 1 dargestellt. Ein Hinterbein der Wanze wird in der Mitte der Tibia amputiert. Ein fein ausgezogenes

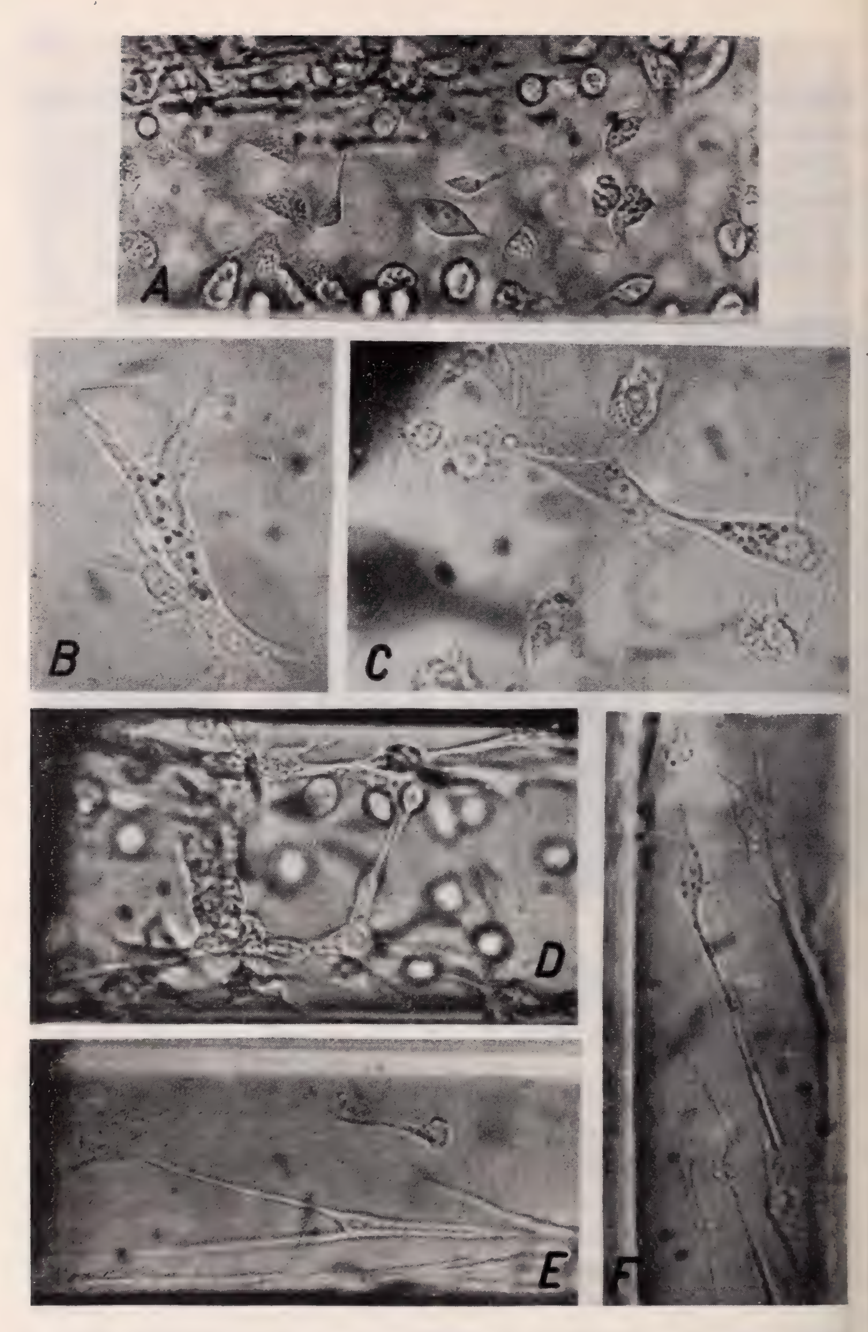


Abb. 3.

Die beobachteten Haematozyten und Hypodermiszellen. A, Blutzellen verschiedener Form. B, Haematozyte kurz nach der Zellteilung. C, Erstes Auswandern von Hypodermiszellen, eine Haematozyte mit merkwürdigen Protoplasmafilamenten. D, E und F, Hypodermiszellen in voller Entfaltung. A sofort nach der Operation, B und C nach 1 Tag, D, E und F nach 4 Tagen. Vergr. A, D, E, und F 400 x, B und C 800 x.

Glasrohr entsprechender Dicke wird etwas in die Cuticula hineingeschoben. Durch das koagulierende Blut wird das Glasrohr fest mit der Cuticula verbunden. Das Ende des Glasrohrs verschliesst man mit Wachs von niederem Schmelzpunkt. Zur Beobachtung bei schwacher und mittlerer Vergrösserung wird das amputierte Bein in Ringerlösung unter ein Deckglas gebracht. Zur Beobachtung mit dem Öl-Immersions-Objektiv wird ein Tropfen Melasse [1] auf das Glasrohr gebracht, und das Objektiv direkt in die Melasse

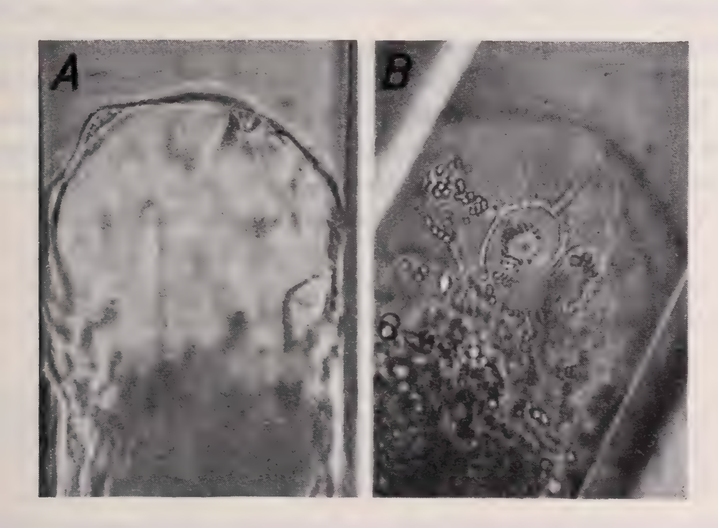


Abb. 4.

Die kompakte Hypodermis nach 10 Tagen. A Hypodermiszellen im Querschnitt gesehen, B Hypodermiszelle mit Protoplasmaeinschlüssen in Flächenansicht. Vergr. 400 x.

getaucht. Die Zellen, die in der Mitte an der oberen Wand des Glasrohrs liegen, können dann auch mit stärkster Vergrösserung beobachtet werden.

Das Auswachsen der Gewebe in das Glasrohr wurde schon beschrieben (M. Lüscher 1947, Nature, *160*, 873). Von Anfang an sind im Glasrohr Hämatozyten vorhanden (Abb. 3 *a* und *b*), die sich bald am Glas festsetzen und amöboid fortbewegen. Bei ihnen können auch Zellteilungen beobachtet werden. Das günstigste

[1] Die Melasse kann so verdünnt werden, dass sie den gleichen Brechungsindex wie Glas hat. Sie ersetzt hier das Zedernholzöl, das den Wachsverschluss der Glasröhre auflösen würde. Es wurde das in England unter dem Namen „Golden Syrup“ bekannte Produkt verwendet.

Beobachtungsobjekt sind die Hypodermiszellen, die nach 1—2 Tagen in das Rohr einwandern und sich amöboid dem Glas entlang fortbewegen, wobei sie aber stets untereinander durch Protoplasmastränge in Verbindung bleiben (Abb. 3 *c*—*f*). Später entsteht ein kompaktes Epithel (Abb. 3), in dem aber die einzelnen Zellen immer noch beobachtet werden können. In diesem Stadium erst laufen auch in der Hypodermis Zellteilungen ab.

Die mit Hilfe dieser Methode beobachteten Einzelzellen sehen ähnlich wie *in vitro* gezüchtete aus. Sie stehen aber in direkter Verbindung mit der Blutflüssigkeit des Tieres und durch Protoplasmastränge mit dessen Geweben. Es kann also die Wirkung von dem Insekt injizierten Stoffen auf die mit dem Organismus in Verbindung stehende Einzelzelle studiert werden. Die Methode erlaubt Anwendung stärkster Vergrösserungen, und das Präparat kann auch während der Injektion beobachtet werden.

N° 8. **E. Hadorn und G. Bertani.** — Induktion männlicher Pigmentierung in somatischen Zellen von *Drosophila*-Ovarien. Mit 4 Textabbildungen.

Augeführt mit Unterstützung der Georges & Antoine Claraz-Schenkung.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

I. Einleitung.

In einer verpuppungsreifen Fliegenlarve sind die Anlagen des imaginalen Geschlechtsapparates auf zwei weit voneinander getrennte Primordien verteilt. Die Gonaden liegen als ovoide Körper eingebettet im Fettkörper knapp hinter der Körpermitte. Das gesamte Baumaterial für Ausfuhrgänge, Anhangsdrüsen und äussere Genitalien ist auf eine hantelförmige Igaminalscheibe konzentriert; diese befindet sich ventral unter dem Enddarm, hart vor der Afteröffnung (Hadorn und Gloor 1946). Während der pupalen Metamorphose entfaltet sich die Genitalscheibe, wobei die innenständigen Teile nach vorn auswachsen (Dobzhansky 1931).

Unterdessen haben sich die Gonaden aus dem Verbande des nun zerfallenden Fettkörpers gelöst. Sie werden beweglich und ein noch unbekannter Mechanismus sorgt dafür, dass Gonaden und proximale Spitzen der Gonodukte sich finden und verwachsen.

Im männlichen Apparat münden die Hoden in die beiden paarigen Vasa deferentia. Diese als Samenblasen funktionierenden Behälter vereinigen sich caudal zum unpaaren Ductus ejaculatorius. Bei den Wildrassen aller *Drosophila*-Species sind die Hüllzellen der Hoden von gelben, orangefarbigen oder roten Granula erfüllt. Die gleichen Pigmente finden sich auch in der Wand der Vasa. Bei Farbmutanten, so z. B. bei der *white*-Rasse von *Drosophila melanogaster* sind Hoden und Vasa farblos. Auf Grund von reziproken Hodentransplantationen zwischen der Wildform und der *w*-Mutante wiesen Stern und Hadorn (1939) nach, dass die Pigmentierung der Vasa durch ein Überwandern von Hüllzellen des Hodens zustandekommt. Die Farbe der Vasa ist somit nicht autochthon sondern durch die Invasionszellen des Hodens bedingt. Ist z. B. an einem *melanogaster*-Vas ein implantierter *pseudoobscura*-Hoden angeheftet, so trägt das Vas nicht das hellgelbe *melanogaster*-Kleid, sondern erscheint leuchtend orange-rot, d. h. *pseudoobscura*farbig.

Aus den Experimenten von Stern und Hadorn ging hervor, dass ein Vas niemals fähig ist, selbst Pigment zu bilden. Mit dieser Feststellung aber schien ein Befund von Dobzhansky (1931) in Widerspruch zu stehen. Er beobachtete bei Gynandromorphen von *Drosophila simulans* das Auftreten von Pigmentierung auf den Vasa von Fliegen, die gar keine Hoden — sondern Ovarien besassen. Woher konnte hier das Pigment stammen ? Sind vielleicht die in den Gynandromorphen vertretenen Ovarien die Spender des „Hodenpigmentes“ ?

Eine solche Annahme gewann an Wahrscheinlichkeit, nachdem es Hadorn (1946) gelungen war, durch Colchicinbehandlung bei einem grossen Prozentsatz von Ovarien die Differenzierung von typischen Hoden-Hüllzellen zu bewirken. Somit war gezeigt, dass ein (allerdings geschädigtes) Ovar fähig ist, männliche Pigmentzellen zu liefern.

Wir hatten jetzt die Frage zu prüfen, ob auch normale Ovarien, falls sie Gelegenheit haben mit einem Vas Kontakt zu nehmen, imstande sind, das männliche Organ mit männlich sich färbenden Hüllzellen zu versorgen. Die nachfolgenden Versuchsserien werden

diesen Nachweis erbringen. Die Tabelle auf S 234 gibt eine zusammenfassende Übersicht.

II. Experimenteller Teil.

1. *Pigmentierung implantierter Vasa deferentia.*

Wir implantierten zunächst männliche Genitalscheiben oder Teilstücke davon. Als Spender wie als Wirt dienten Larven des dritten Stadiums einer Wildrasse (+) von *Drosophila melanogaster.* Die implantierten Imaginalscheiben metamorphosieren im Abdomen des Wirtes normal und differenzieren, abgesehen von den Gonaden, alle Teilstücke des äusseren und inneren imaginalen Geschlechtsapparates (Abb. 2*a*, 4). Im weiblichen Wirt (Exp. 1*a*) finden sich die Implantate entweder frei in der Abdominalhöhle, oder dann sind sie mehr oder weniger lose mit Ovarien, Gonodukten, dem Darm oder der Körperwand des Wirtes in Kontakt. Eine eigentliche Verwachsung tritt selten ein; die Verbindung kommt lediglich durch Tracheengeflechte zustande.

Im männlichen Wirte dagegen (Exp. 1 *b*) tritt der implantierte Geschlechtsapparat in Konkurrenz mit demjenigen des Wirtes. Den beiden Wirtshoden stehen nun vier Vasa als Anheftungsstellen

Exp. Nr.	Implantat Material	Implantat Genotypus	Wirt Genotypus	Wirt Geschlecht	Zahl der Implantate	Davon Implantate mit Hodenpigment Anzahl	Davon Implantate mit Hodenpigment %
1 *a*	♂ Genital-	+ mel.	+ mel.	♀	45	19	42,2%
1 *b*	scheibe		,,	♂	17	11	64,7%
2 *a*	♂ Genital-	+ mel.	w-mel.	♀	22	0	0%
2 *b*	scheibe		,,	♂	17	0	0%
3 *a*	♂ Genital-	+ mel.	w-mel.	♀	12	4	33,3%
3 *b*	scheibe mit Ovar		,,	♂	21	12	57,1%
4 *a*	Malpigh.	+ mel.	w-mel.	♀	18	0	0%
4 *b*	gefässe		,,	♂	14	0	0%
5 *a*	♂ Genital-	+ mel.	+ pers.	♀	13	6	46,2%
5 *b*	scheibe		,,	♂	15	7	46,7%

Versuchsanordnungen und Ergebnisse: + = Wildrasse, w = Mutante *white*, mel. = *Drosophila melanogaster*, pers. = *Drosophila persimilis*.

zur Verfügung. Recht häufig setzen sich die Hoden an einem Implantats-Vas fest; dann geht ein Wirts-Vas leer aus und endigt blind und frei im Abdomen. Ebenso häufig aber kommt es vor, dass gleichzeitig die Vasa des Wirtes und des Implantates mit je einem Wirtshoden Kontakt nehmen. Dies führt zu monströsen Verzweigungen der mehrfach engagierten Hoden (Abb. 1). Zwischen Hoden und Vasa müssen demnach starke positive Affinitäten bestehen, ein entwicklungsphysiologisches Phänomen, das ein besonderes Studium verdiente!

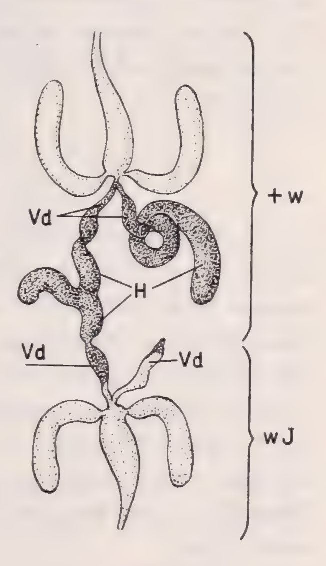


Abb. 1.

Doppelte Anheftung eines Hodens (H links) an je ein Vas deferens (Vd) des Wirtes (+ W) und des implantierten *white*-Geschlechtsapparates (w J).

Wie die zusammenfassende Tabelle zeigt, stellten wir bei über 40% der Implantate des Experimentes 1*a* das Auftreten von Hodenpigment auf den Vasa d. fest. Oft waren ein oder beide Vasa völlig bedeckt, oft fanden sich nur einzelne scharf begrenzte Pigmentflecken auf sonst unpigmentierten Vasa. Da diese Farbzellen in weiblichen Wirten zur Ausbildung kommen, also Hoden als Lieferanten ausser Betracht fallen, war zunächst zu entscheiden, ob nicht vielleicht doch unter den besonderen Bedingungen des Experimentes die Vasa fähig sind, die Farbzellen selbstdifferenzierend zu produzieren.

Diese Frage stellte sich auch bei einem Teil der Implantats-Vasa im männlichen Wirt (Exp. 1 *b*). Denn neben jenen Fällen, wo sich ein Wirtshoden mit einem implantierten Vas verbunden hatte, stellten wir häufig auch Pigmentflecken auf solchen Vasa fest, die frei in die Leibeshöhle vorragten (Abb. 1, Vd rechts).

2. *Keine autochthone Pigmentierung der Vasa.*

Durch Implantation von männlichen Genitalscheiben der Wildrasse in Wirte der Mutante *white*, bei der weder Hoden noch Vasa pigmentiert werden, liess sich entscheiden, ob die in den Experi-

menten 1 *a* und *b* aufgetretenen Farbzellen vom Wirte oder vom Implantat stammten. Da unter 39 wohlentwickelten Implantaten keines mit Vasa-Pigment gefunden wurde, kann eine autochthone Pigmentierung der Vasa bei der Wildrasse nicht in Frage kommen. Der Einwand, dass die Vasa nur deshalb farblos bleiben, weil die *white*-Umgebung eine Pigmentierung verhindert, ist bereits durch die ersten Experimente von STERN u. HADORN (1939) widerlegt. Wir hatten damals gezeigt, dass + Hoden in *w*-Wirten voll zur Ausfärbung kommen und überdies die *w*-Vasa mit gelben Hüllzellen versorgen.

3. *Das Ovar als Spender der Vasa-Pigmente.*

Nachdem die Colchicinexperimente von HADORN (1946) gezeigt hatten, dass Ovarien fähig sind, Hodenpigmente zu produzieren, musste nun untersucht werden, ob Pigmentflecken, wie sie im Experiment 1*a* auftraten, auf ausgewanderten Ovarzellen beruhen. Wir variierten daher das Experiment 2 und implantierten in die *w*-Wirte zusammen mit den + Genitalscheiben gleichzeitig auch ein + Ovar. Während im Experiment 2 niemals Hodenpigmente auf den Implantatsvasa erschienen, zeigte jetzt ein ansehnlicher Prozentsatz der Implantate mehr oder weniger ausgiebig pigmentierte Vasa.

Im Falle der Abb. 2 hat das implantierte + Ovar eines der beiden *w*-Ovarien vom Ovidukt verdrängt und sich selbst neben dem zweiten *w*-Ovar angeheftet. Die männliche + Genitalscheibe ist vollkommen normal ausdifferenziert. Ihre beiden Vasa (Vd) sind dem implantierten + Ovar aufgelagert. Sie erscheinen fast vollständig von „Hodenpigment" bedeckt.

In der Abb. 3 ist ein Fall dargestellt, bei dem der Implantats-Genitalapparat frei und entfernt vom implantierten Ovar lag (nicht gezeichnet). Seine beiden Vasa blieben pigmentfrei. Das + Ovar hat sich hier an das freie Ende eines Vas des *w*-Wirtes angelegt. Dabei wurde ein Wirtshoden von seiner normalen Anheftungsstelle abgedrängt. Hoden, die nicht an Vasa angeschlossen werden, behalten ihre larvale ovoide Form. Während das mit dem zweiten Wirtshoden vereinigte Vas pigmentfrei blieb, haben sich auf dem andern, mit dem Ovar in Kontakt stehenden Vas, zwei scharf begrenzte gelbe Hodenpigment-Flecken ausgebildet. Sie

müssen auf Zellen zurückgeführt werden, die dem implantierten + Ovar entstammen.

Unsere Versuchsserien 3*a* und 3*b* beweisen, dass die Ovarien eines Wildstammes fähig sind, Wanderzellen zu liefern, die

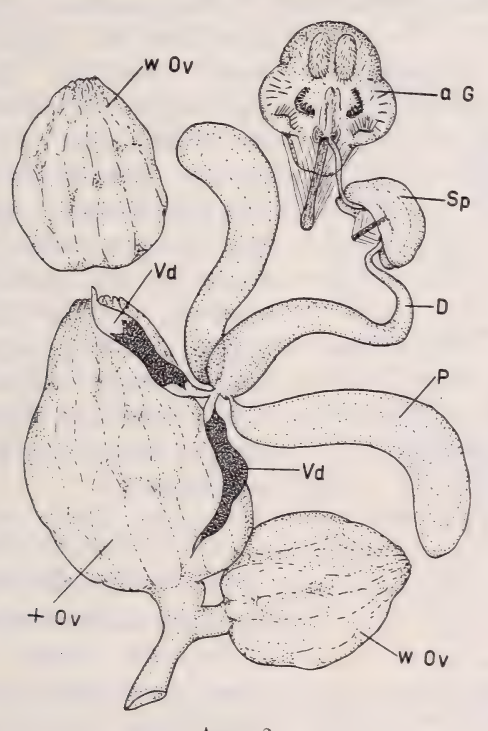


ABB. 2.

Pigmentierung der Vasa deferentia (Vd) eines implantierten ♂ Geschlechtsapparates in einem weiblichen *white*-Wirt, dem überdies noch ein + Ovar (+ Ov) implantiert wurde. wOv = *white* Ovarien des Wirtes. P = Paragonium. D = Ductus ejaculatorius. Sp = Spermapumpe. aG = äussere Genitalien.

sich auf dem Substrat eines Vas zu pigmentierten Hüllzellen ausfärben. Dabei ist es gleichgültig, ob die Vasa dem Wild- oder dem pigmentdefekten *w*-Genotypen angehören.

Eine Durchsicht aller Fälle zeigt überdies, dass häufig auch dann Pigmentflecken auf freien Vasa auftreten, wenn zur Zeit der Sektion an der Imago kein unmittelbarer Kontakt zwischen der Spender-

gonade und dem Vas mehr besteht. Wir nehmen aber an, dass in einem früheren Entwicklungsstadium, d. h. während der metamorphotischen Umgestaltung der innern Organisation ein vorübergehender Kontakt bestanden haben muss. In Abb. 1 sehen wir z. B. auf dem rechten Vas des Implantates einen kleinen Pigmentfleck, der seine Existenz wohl einer vorübergehenden „touch and go" Beziehung mit einem Hoden verdankt. Für die Existenz einer pigmentproduzierenden Fernwirkung der Gonade gibt es keine Anhaltspunkte. Es kann aber vorkommen, dass Pigmentzellen von einem Vas über die gemeinsame Verbindungsbrücke auf das andere Vas hinüberwandern, so dass dieses nun mit Pigment versorgt wird, ohne dass je ein direkter Kontakt mit einem Hoden bestanden hätte. Solche Fälle sind bei Stern und Hadorn (1939) abgebildet.

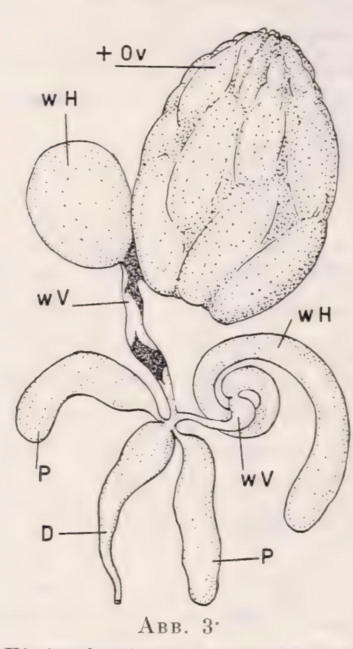


Abb. 3.

Ein implantiertes — Ovar (— Ov) belieferte ein *white* Vas deferens (w V) mit sich pigmentierenden Hüllzellen.

4. *Nur die Gonaden sind Spender von Pigmentzellen.*

Dass ein isoliertes Ovar eines + Stammes genügt, um auf den Vasa irgend eines Genotypus Pigmentflecken hervorzurufen, haben die Versuchsserien 3 *a* und *b* nachgewiesen. Ist diese Fähigkeit auf die Gonaden beschränkt? In erster Linie waren *Malpighische Gefässe* zu prüfen, weil hier bei der Wildrasse ähnliche Zellpigmente gebildet werden wie in den Hüllzellen der Hoden. Die Versuchsserien 4 *a* und 4 *b* zeigen aber, dass in den *w*-Wirten niemals Pigmentflecken auftreten, obschon die implantierten + Malpighi-Gefässe die Metamorphose überstehen und als normal pigmentierte Einzelstücke aus den fleckenlosen *w*-Abdomina herauspräpariert werden konnten. Dabei lagen häufig die gelben Implantate eng den Wirts-Vasa angelagert, so dass die Möglichkeit einer Zell- oder Pigmentwanderung durchaus bestanden hätte.

Nun handelt es sich allerdings bei den Pigmentkörnern der Malpighischen Gefässe um Gebilde, die morphologisch von Hodenpigment verschieden sind. Während die Hodenpigmente in Granula von einheitlicher Grösse auftreten, variieren die Pigmentkörnchen der Malpighischen Gefässe sehr stark nach Form und Grösse. Immerhin besteht bei *Drosophila melanogaster* Übereinstimmung im gelben Farbton. Andere Arten, wie *Drosophila persimilis*, zeigen nun aber auch Unterschiede im Pigment selbst: die Hodengranula sind dort orangefarbig, die der Malpighischen Gefässe dagegen gelb. Es ist somit nicht anzunehmen, dass Gonaden- und Gefässpigmente identische Zell-Leistungen darstellen, und wir verstehen, dass eine Belieferung der Vasa mit Malpighi-Pigment nicht eintritt.

Dass irgendwelche weitere Zellsysteme die Fähigkeit zur Bildung von Hodenpigment haben könnten, darf als ausgeschlossen gelten. Zunächst haben unsere Implantationen gezeigt (Exp. 2), dass keines der zahlreichen Primordien, die in einer Genitalscheibe versammelt sind, über Pigmentierungspotenzen verfügt. Sodann wurde bei der Implantation von + Augenscheiben in *w*-Wirte niemals eine Hoden- oder Vasa-Pigmentierung festgestellt. Wir haben diese Experimente wiederholt und je 2 Augen in ein *w*-Abdomen implantiert. Um den „roten" Augen genügend Zeit zu einer allfälligen Wirkung einzuräumen, haben wir die Wirte möglichst lange am Leben gehalten. Eine Pigmentierung der Wirtsorgane trat auch nach 3 wöchiger Verweildauer der Implantate nicht ein.

5. *Interspezifische Transplantationen von Genitalscheiben.*

Aus der Arbeit von Stern u. Hadorn (1939) ist bekannt, dass implantierte artfremde Hoden, sobald sie an die Vasa des Wirtes angeheftet werden, diese mit ihren artspezifisch pigmentierten Hüllzellen versorgen. Es konnte auf diese Weise ein *melanogaster* Vas mit orange-roten *pseudoobscura*-Zellen angefärbt werden. Was wird geschehen, wenn wir einem *melanogaster*-Vas nun ein *persimilis*-Ovar als Zellspender zur Verfügung stellen ? In der Serie 5 *a* ist diese Versuchsanordnung verwirklicht. Auf den Implantierten *melanogaster* Vasa treten wiederum Hodenpigmente auf (Abb. 4). Sie sind orangerot und verraten damit ihre Herkunft vom artfremden Wirt. Das Experiment ist besonders eindrucksvoll, weil im *persimilis* Wirt selbst nirgends Hodenpigment erscheint. D e r

Anstoss zur Pigmentbildung ging hier aus vom auslösenden System der *melanogaster*-Vasa. Diese veranlassten die übergewanderten Ovarzellen zu einer „männlichen" Leistung, d. h. zur Pigmentbildung. Die Farbstoffbildung aber verlief zellautonom, d. h. gemäss dem artspezifischen Genotypus der Ovarzellen.

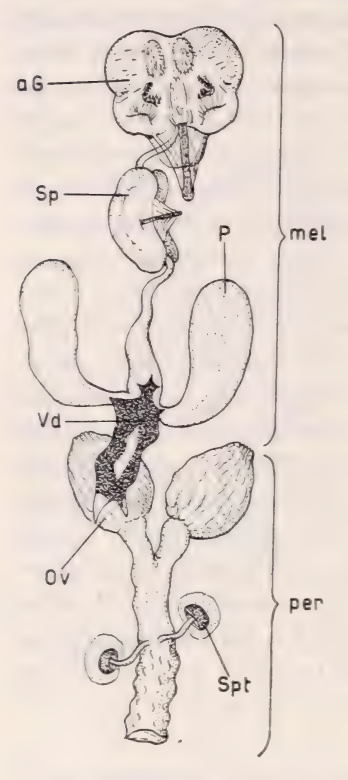


ABB. 4.

Die vereinigten Vasa deferentia (Vd) eines implantierten ♂ Geschlechtsapparates von *Drosophila melanogaster* (mel) sind fast vollständig von orangeroten Hüllzellen bedeckt, die ein Ovar (Ov) des ♀ *persimilis*-Wirtes (per) geliefert hat. Spt = Spermatheken. Uebrige Bezeichnungen wie in Abb. 2.

Die Experimente der Serie 5 *b* bedeuten lediglich eine Erweiterung der Befunde von STERN u. HADORN (1939). Sie beweisen, dass die implantierten Vasa ihre Pigmentzellen nicht selbst gebildet, sondern von den Wirtshoden her bezogen haben.

III. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Unsere Experimente haben zunächst den Nachweis erbracht, dass im Soma der weiblichen Drosophilagonade Zellen mit alternativer Reaktionsnorm vorhanden sind. Unter bestimmten entwicklungsphysiologischen Bedingungen differenzieren sich diese Zellen in männlicher Richtung und produzieren das normalerweise nur im männlichen Genotypus entstehende Hodenpigment.

Wir kennen bis jetzt zwei verschiedene Versuchsanordnungen, die diesen „Geschlechtsumschlag" bewirken: die Colchicinbehandlung (HADORN 1946) und nun die Pigmentierung auswandernder Ovarzellen auf den Vasa des Männchens. Da es noch verfrüht wäre, für beide Mechanismen eine einheitliche Deutung zu versu-

chen und da namentlich die Colchicineffekte einer weiteren Analyse zugänglich sind, soll in dieser Arbeit vor allem die Beziehung Ovarzelle-Vas deferens diskutiert werden.

Hüllzellen von Hoden und Ovarien sind durch Wandertendenzen ausgezeichnet. Wenn eine Beziehung der Gonade mit einem Vas zustandekommt, schieben sich diese Hüllzellen über die Vasa und legen sich eng und flächenhaft dem neuen Substrat an, für das offenbar eine grosse positive Gewebeaffinität besteht.

Unter welchen Bedingungen bildet sich hier das Pigment? Zunächst sind intrazelluläre und zwar genische Faktoren der Hüllzellen selbst massgebend. Wenn z. B. bei *Drosophila melanogaster* das Normal-Gen w^+ durch sein *white*-Allel ersetzt wird, so bleibt auch dann die Pigmentierung der eingewanderten w-Hüllzellen aus, wenn die Vasa dem wild-Genotypus angehören; umgekehrt können sich w^+-Hüllzellen auch auf w-Vasa ausfärben. Ferner steht fest, dass artfremde Hüllzellen die Vasa einer anderen Spezies ebenso leicht wie die der eigenen Art besiedeln. Dann aber entsteht ein Pigment, dessen artspezifische Farbqualitäten nicht durch die Vasa, sondern durch den Genotypus der pigmentbildenden Zellen selbst bestimmt werden.

Über die besondere Bedeutung der Vasa deferentia konnte man solange nichts erfahren, als nur die Kombination Hoden-Vas studiert wurde. Denn es unterscheiden sich die Pigmentzellen der Hoden und der Vasa in keiner Weise, und so wissen wir nicht, ob der Pigmentierungsprozess der eingewanderten Hodenzellen überhaupt irgendwie vom Vas aus beeinflusst wird. Anders bei den einwandernden Hüllzellen, die von Ovarien geliefert werden. Bleiben sie auf dem Ovar liegen, dann bilden sie kein Hodenpigment. Für diese „weiblichen" Zellen wirkt offenbar das Vas-Substrat als Induktor und bringt die im normalen Weibchen niemals verwirklichte männliche Pigmentierungsmöglichkeit in Gang.

Dabei spielt die genetische Konstitution des Induktors keine Rolle. Auch Vasa der pigmentlosen w-Mutante sind wirksame Substrate und ein Vas von *Drosophila melanogaster* vermag die Ovarzellen von *Drosophila persimilis* zur Produktion des *persimilis*-Hodenpigmentes anzuregen.

Über die Natur der postulierten Induktorleistung lässt sich keine Aussage machen. Sie wirkt aber wohl nur lokal auf jene Ovarzellen, die den Vasa unmittelbar aufliegen. Für das Vorkommen

einer tangential sich ausbreitenden Diffusion liegen keine Daten vor. Die alternative Reaktionsnorm der Ovarzellen muss bis zu einem fortgeschrittenen Puppenstadium erhalten bleiben: denn die Entscheidung, ob männliches Pigment gebildet werden soll, kann ja in unseren Experimenten erst fallen, wenn die Ovarzellen die pupalen Vasa überschichtet haben.

Nachdem nun nachgewiesen ist, dass Ovarzellen (mit der XX-Konstitution) fähig sind, ein Hodenpigment zu produzieren, das normalerweise nur im Männchen (mit der XY-Konstitution) entsteht, lassen sich bisher unverständliche Befunde DOBZHANSKYS (1931) an Gynandromorphen bei *Drosophila simulans* erklären. Das Auftreten von Pigmentflecken auf den Vasa einiger Individuen die keine Hoden besitzen, muss auf Zellen beruhen, die von Ovarien abgewandert sind.

Dagegen ist es nicht möglich auf Grund der bei *melanogaster* gemachten Erfahrungen die von DOBZHANSKY beobachtete, erst allmählich mit dem Alter der Imago zunehmende Bildung von Pigment in einzelnen *w*-Hoden von gynandromorphen Tieren zu verstehen. Der *w*-Genotypus von *melanogaster* zeigt diese nachträgliche Ausfärbung nicht, und die Anwesenheit implantierter + Gewebe (Augen- und Genitalscheiben) vermag sie niemals zu bewirken. Offenbar sind die genetisch-entwicklungsphysiologischen Grundlagen bei den *simulans* Mosaiktieren nicht direkt mit dem von uns untersuchten *melanogaster*-System vergleichbar.

ZUSAMMENFASSUNG:

1. In den larvalen Ovarien von Drosophila befinden sich Hüllzellen mit alternativen sexuellen Differenzierungs-Möglichkeiten.

2. Diese ovarialen Hüllzellen sind befähigt, genau so wie die homologen Hüllzellen der Hoden, von der Gonade abzuwandern und die Vasa deferentia eines männlichen Geschlechtsapparates zu bedecken.

3. Auf dem männlichen Substrat der Vasa bilden die Ovarialzellen ein typisches „Hoden"-Pigment.

4. In einer interspezifischen Kombination veranlassen die Vasa der einen Art die Entstehung des spezifischen Hodenpigmentes jener Art, deren Ovarien die Hüllzellen geliefert haben.

LITERATURVERZEICHNIS

1931. Dobzhansky, Th. *Interactions between female and male parts in gynandromorphs of Drosophila simulans.* Roux' Arch. 123.

1946. Hadorn, E. *Mutationsversuche mit Chemikalien an „Drosophila". I. Wirkung von Colchicin auf transplantierte Larven-Ovarien nach Behandlung* in vitro. Rev. Suisse Zool. 53.

1946. Hadorn, E., H. Gloor. *Transplantationen zur Bestimmung des Anlagemusters in der weiblichen Genital-Imaginalscheibe von „Drosophila".* Rev. Suisse Zool. 53.

1939. Stern, C., E. Hadorn. *The relation between the color of testes and vasa efferentia in Drosophila.* Genetics 24.

N° 9. **J. Gallera et E. Oprecht,** Zürich. — Sur la distribution des substances basophiles cytoplasmiques dans le blastoderme de la Poule. Avec 3 figures dans le texte.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Introduction. — L'importance des ribonucléotides dans la physiologie cellulaire, tout particulièrement dans la synthèse protéique, et dans la morphogénèse a été démontrée de façon répétée par les recherches récentes de Caspersson et de Brachet. En effet, ces substances s'accumulent dans les cellules à sécrétion protéique intense, telles les cellules glandulaires, ainsi que dans les tissus en voie de croissance rapide. La répartition des acides ribonucléiques pendant le développement embryonnaire a été examinée chez d'assez nombreux groupes de Vertébrés; cette étude, quoique très incomplète à l'heure actuelle, permet cependant de dégager quelques conclusions d'ordre général. Les acides ribonucléiques sont synthétisés au cours du développement embryonnaire et cette synthèse est spécialement marquée dans les régions où l'activité morphogénétique est la plus intense. A la gastrulation la lèvre dorsale du blastopore chez les Amphibiens, la ligne primitive chez les Oiseaux, est spécialement riche en ribonucléoprotéides. Pendant la neurulation, c'est la plaque neurale qui se distingue par sa richesse en substances basophiles. Dans le chordomésoblaste la

chorde et les somites contiennent en grande quantité ces substances. L'entoblaste, tout au moins au début de la morphogénèse, est toujours très pauvre en nucléoprotéides. Finalement, l'intervention d'acide ribonucléique dans les phénomènes d'induction embryonnaire s'affirme toujours davantage (BRACHET, 1942[1], 1944[2], 1947[3]).

La méthode de détection des acides ribonucléiques employée par ce dernier auteur peut être résumée sommairement comme suit: les coupes microscopiques de tissu ou d'embryon sont disposées alternativement sur deux lames porte-objets, l'une d'elles est colorée par un colorant basique (pyronine, bleu de toluidine), l'autre est traitée avant la coloration par une solution de ribonucléase, enzyme qui hydrolyse spécifiquement l'acide ribonucléique. La comparaison de ces deux lames complémentaires permet de préciser la localisation de l'acide ribonucléique sur les coupes examinées.

Les recherches embryologiques de BRACHET ont surtout porté sur les Amphibiens et accessoirement sur les Oiseaux. Il a paru donc intéressant de compléter ces observations par une étude systématique des premiers stades du développement chez la Poule.

Méthode. — Les blastodermes ont été excisés du jaune d'œuf dans la solution de Locke, fixés pendant une heure dans la solution de Zenker (sans acide acétique) et enrobés dans la paraffine selon la technique usuelle. Pour tous les stades importants du développement (de 0 à 48 heures d'incubation) nous disposions de plusieurs embryons. Ils ont été coupés transversalement et longitudinalement. Les coupes ont été colorées dans une solution aqueuse saturée de bleu de toluidine, différenciées dans l'alcool à 90° et montées dans le baume de Canada. Pour une partie de notre matériel les coupes des embryons aux stades successifs du développement ont été placées alternativement sur deux lames porte-objets dont les unes ont été traitées avant la coloration par la salive préalablement chauffée jusqu'à l'ébullition et filtrée par de nombreuses couches de gaze. La salive contient de la ribonucléase (BRACHET 1942). Ce ferment se distingue par une grande thermostabilité. Les coupes ont été traitées de cette façon pendant 3 heures dans le thermostat à 40° C. A ce sujet se pose une question préalable: les substances qui perdent par le traitement à la salive leur affinité pour le bleu de toluidine sont-elles réellement de nature ribonucléique ? Bien que la spécificité d'action de la salive soit un peu douteuse, il semble qu'on puisse y répondre sans trop d'hésitation par l'affirmative. En effet, la localisation et

[1] Arch. Biol. 53.
[2] *Embryologie chimique*, Paris, Masson.
[3] Symposia of the Soc. f. exp. Biol. 1.

l'évolution des corps mis en évidence par notre procédé et la méthode plus précise de Brachet correspondent dans leurs grandes lignes.

Résultats obtenus. — Dans les blastodermes jeunes jusqu'aux stades qui précèdent immédiatement la formation de la ligne primitive, ce ne sont que les noyaux qui fixent le bleu de toluidine. Ce stade du développement atteint, la basophilie cytoplasmique commence à se manifester avec une inégale intensité dans les différentes régions du blastoderme. Au cours du développement ultérieur la colorabilité générale de l'embryon augmente progressivement et même d'une façon très marquée au moment de la formation des premiers protosomites. Dès que ceux-ci se sont constitués les coupes même traitées par la salive, se colorent nettement, bien que beaucoup moins que les coupes témoins, tandis que celles d'embryons plus jeunes ne manifestent aucune affinité pour le bleu de toluidine. Il est à rappeler que la salive ne contient que relativement peu de ribonucléase et que dans nos cas la durée de l'action de ce ferment a été assez courte.

Dans un blastoderme non incubé le cytoplasme de toutes les cellules est complètement dépourvu de substances colorables; dans les noyaux, seuls les nucléoles et quelques grains adhérents à la membrane nucléaire fixent un peu de notre colorant. Ce fait mérite d'être souligné, étant donné que chez les Batraciens aussi bien que chez les Mammifères examinés récemment de ce point de vue par l'un de nous [1] le cytoplasme ovulaire et celui des blastomères se teinte déjà plus ou moins vivement.

Les blastodermes incubés pendant 4 heures et demie se colorent un peu plus intensément avec prédominance nette dans leurs régions médianes et postérieures. A ce niveau, non seulement les nucléoles apparaissent plus foncés que dans le cas précédent, mais les cellules du feuillet superficiel sont encadrées çà et là par un mince film cortical bleuâtre ou bien à l'intérieur les parois d'enclaves cellulaires fixent un peu de colorant. La coloration de l'entoblaste en formation est à peine perceptible, en effet ses cellules sont plus grandes et par conséquence les noyaux plus clairsemés, d'autre part le cytoplasme y demeure complètement incolore.

Les blastodermes pourvus de la ligne primitive jeune (l'aire transparente étant encore ronde) se colorent beaucoup plus vivement avec prédominance manifeste dans le feuillet superficiel et dans le

[1] J. Gallera, C. R. Soc. Biol. 140, 1946.

matériel de la ligne primitive. Celle-ci est la plus fortement colorée, ses cellules, surtout dans la partie infra-nucléaire, sont pleines de granulations fixant avidement le bleu de toluidine. La colorabilité de cellules en voie d'invagination diminue à mesure qu'elles s'éloignent de la ligne médiane. *Dans le mésoblaste en formation on distingue* donc *deux gradients : l'un dorso-ventral et l'autre médio-latéral.* Cette diminution de la teneur en substances basophiles au cours de l'invagination est nettement prononcée dans notre matériel et se maintient jusqu'aux débuts de la neurulation. Autant que nous le savons, ce fait intéressant n'a pas été observé chez les Oiseaux



Fig. 1.

Coupe sagitale d'une jeune ligne primitive au niveau du nœud d'Hensen. Les substances colorées au bleu de toluidine indiquées par un pointillé.

par Brachet. Sur les coupes longitudinales le mésoblaste antérieur précoce attire l'attention par sa coloration particulièrement faible (du côté gauche de la fig. 1). Assez intense dans la région centrale du blastoderme la basophilie de l'ectoblaste décroît rapidement vers la périphérie pour augmenter de nouveau sensiblement à quelque distance du bord d'enveloppement, celui-ci se présente sous l'aspect d'une lisière mince et à peine teintée par le bleu de toluidine (fig. 2). Seuls les noyaux prennent le colorant; nous reviendrons ultérieurement sur la portée de ce petit détail. Dans l'ectoblaste épaissi de l'écusson embryonnaire, la coloration du cytoplasme est localisée à de fines granulations limitant les cellules, la répartition des substances basophiles est donc ici à la fois corticale et nucléaire. La coloration de l'entoblaste, toujours faible, demeure inchangée.

Dès que le prolongement céphalique apparaît, il se teinte intensément sur toute sa longueur. Mais c'est toujours la ligne primitive qui fixe notre colorant avec l'avidité la plus marquée spécialement au niveau de nœud du Hensen. La plaque neurale présomptive, encore vaguement limitée, se teinte, surtout à sa base, plus vivement que l'écusson embryonnaire des stades précédents.

Au cours du développement ultérieur la répartition des substances basophiles se modifie brusquement. La plaque médullaire se teinte de plus en plus vivement, présentant un maximum dans le fond même de la gouttière neurale. La coloration de l'ectoblaste extra-neural devient presque imperceptible. Le bord d'enveloppement maintient néanmoins sa forte colorabilité. La basophilie du chordo-mésoblaste augmente d'une manière remarquable, il se colore maintenant pour le moins aussi vivement que le neurectoblaste. Le gradient médio-latéral, très apparent aux stades précédents, disparaît complètement. La couche mésoblastique se teinte très vivement sur toute son étendue et tout spécialement le long de son bord postérieur où les îlots sanguins se constitueront bientôt. La chorde aplatie en avant et soudée à l'entoblaste se prolonge par la plaque préchordale, celle-ci, comme d'ailleurs toute la chorde, se colore très vivement. L'endoblaste, reste toujours le moins coloré, bien que le cytoplasme commence à y manifester une certaine affinité pour le bleu de toluidine. Dès que les premiers somites apparaissent, ils prennent avidement le bleu de toluidine, surtout dans leur partie limitant la cavité centrale. Les îlots sanguins déjà ébauchés à ce stade du développement se distinguent par leur colorabilité extrême. Au stade suivant (embryons pourvus de 10 à 14 paires de somites) les différences locales dans la colorabilité du germe s'accentuent de plus en plus. La chorde, tout spécialement son bout antérieur, et le mésoblaste préchordal se distinguent par une affinité extrême au colorant. Ce fait mérite d'être souligné en raison du rôle indubitable de ces structures embryonnaires dans l'induction du cerveau antérieur et des grands organes des sens. L'ébauche du myoépicardium révèle de même une grande affinité tinctoriale.



Fig. 2.

Coupe du bord d'enveloppement. La courbure de la coupe est due à l'action de fixateur.

Le bourgeon tronco-caudal à peine ébauché se teinte fort intensément et se continue dans la couche mésoblastique non moins fortement colorée. L'intestin céphalique devient assez colorable, son bout antérieur (qui

participera plus tard à la formation de la membrane pharyngienne et de la poche de Seessel) prend le colorant le plus avidement. Vers l'arrière de l'intestin l'entoblaste apparaît très clair. L'épiblaste céphalique, à l'exception des placodes auditives qui se distinguent par leur forte basophilie (qui augmentera encore au cours du développement ultérieur) est très peu colorable. A des stades encore plus avancé (embryons pourvus de 18 à 20 somites) la basophilie du corps embryonnaire augmente progressivement. Le système nerveux [1], les placodes auditives et cristalliniennes, les somites, le myoépicardium et la chorde sont spécialement colorables. La colorabilité de l'intestin céphalique demeure dans ses grandes lignes inchangée; un détail pourtant mérite d'être noté: les deux coins latéraux qui vont prendre part bientôt à la formation de l'appareil branchial se distinguent par leur grande affinité tinctoriale.

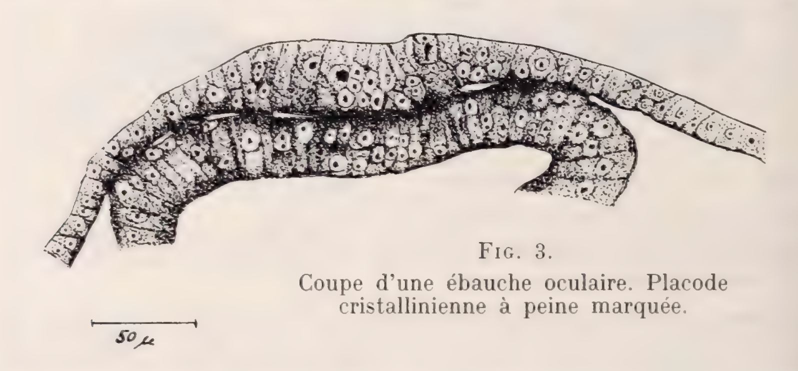


Fig. 3.
Coupe d'une ébauche oculaire. Placode cristallinienne à peine marquée.

L'ectoblaste du stomodaeum, assez pâle aux stades précédents, se teinte dès à présent très fortement. Les annexes fœtales sont à peine teintées par notre colorant, même les bords épaissis de l'amnios qui fixent si avidement le rouge neutre dans les blastodermes colorés *in vivo* (Stockenberg [2] 1937) ne se colorent qu'à peine plus intensément.

La formation du cristallin mérite un examen approfondi. Sur la figure 3 nous le voyons tout au début de son développement. La jeune placode cristallinienne, pas plus colorée que le reste de l'épiblaste céphalique, est remplie de fines granulations bleuâtres, elles sont clairsemées dans sa portion supérieure et fortement condensées à sa base. La paroi de la vésicule optique est fortement colorée et la face qui regarde le cristallin apparaît encore plus foncée. *C'est donc à l'interface entre ces deux formations que la coloration est la plus marquée.* Plus tard, la placode cristallinienne prend le bleu

[1] La crête neurale se distingue toujours par sa plus faible affinité pour le bleu de toluidine.
[2] Roux' Archiv. 135.

de toluidine de plus en plus avidement en tranchant nettement en plus foncé sur le reste de l'épiblaste. Notons encore que le gradient dans la répartition des granules colorables, très apparent au début de la formation du cristallin, disparaît petit à petit pendant son développement ultérieur. Il est à peine besoin de souligner que nous avons observé la même succession de faits en examinant la formation des fossettes auditives et *mutatis mutandis* du système nerveux, bien que dans ce dernier cas le phénomène soit plus compliqué vu que la colorabilité de l'écusson embryonnaire est déjà assez grande même avant l'apparition de l'inducteur. Il est évident que ces observations cadrent très bien avec la conception de BRACHET que les ribonucléoprotéides interviennent effectivement dans les phénomènes d'induction.

Par un heureux hasard nous avons trouvé dans notre matériel un monstre double d'un type particulièrement intéressant. L'aire transparente a formé à gauche de l'embryon principal (pourvu de 4 paires de somites) un diverticule profond et distinct qui renferme un centre embryonnaire secondaire mais abortif. Il se présente sous forme d'une ligne primitive anormale et arrêtée dans son développement (l'embryon en question avait été incubé pendant 37 heures et demie). Sur les coupes, la partie postérieure, très rétrécie de cette ligne est creusée d'une gouttière anormalement profonde, sa partie antérieure, trop large, a un aspect plus typique. En avant de la ligne primitive, nous trouvons à la place du prolongement céphalique une agglomération lâche de cellules d'aspect mésenchymateux. La distribution des substances basophiles est manifestement bouleversée. Les gradients de colorabilité dorso-ventral et médio-latéral, si nettement prononcés dans tous les autres cas, apparaissent complètement effacés. La coloration de l'ectoblaste en avant du bout antérieur de la ligne primitive est à peine perceptible, au contraire quelques cellules éparses dans l'agglomération mésoblastique mentionnée ci-dessus fixent le colorant avec une avidité inusitée. Il est presque superflu d'ajouter que la coloration de l'embryon principal est tout à fait normale.

Discussion des résultats. — D'après CASPERSSON, le noyau constitue le centre cellulaire de la synthèse protéique. Celle-ci serait mise en branle par la formation des ribonucléoprotéides ; ce dernier phénomène serait à son tour provoqué par la diffusion des histones du nucléole vers la membrane nucléaire. Nos observations semblent bien correspondre à cette hypothèse. En effet, les modifications progressives de la colorabilité d'une cellule neurale présomptive se présentent comme suit : au début, le nucléole seul (et éventuellement

quelques grains appliqués sur la membrane nucléaire) fixe notre colorant; un peu plus tard une auréole bleuâtre apparaît autour du noyau et de même la couche corticale de la cellule commence à se colorer légèrement. Plus tard encore des granulations bleues apparaissent dans la partie infra-nucléaire de la cellule, elles deviennent de plus en plus nombreuses et envahissent progressivement tout le contenu cellulaire.

Le fait que le bord d'enveloppement du blastoderme se colore de façon si marquée mérite quelque attention. Au cours du développement le blastodisque s'étale fortement en envahissant rapidement la surface du jaune, son bord constitue à coup sûr une zone de croissance rapide et d'activité mitotique intense. Ainsi se trouve expliquée sa forte colorabilité. Néanmoins, les cellules situées au bord extrême se teintent à peine. Or, il est fort probable que ces cellules pâles périphériques ne se multiplient pas mais s'étalent seulement et s'aplatissent de plus en plus à mesure que le blastoderme enveloppe le vitellus. En effet, comme l'a fait remarque M. Duval, on peut distinguer dans le bord d'enveloppement deux zones, l'une, intérieure, beaucoup plus large et épaisse, l'autre, extérieure, composée d'une seule couche de cellules extrêmement aplaties.

Il convient cependant de remarquer qu'en certains cas la pauvreté en substances basophiles n'empêche point la croissance même la plus rapide, pourvu qu'elle ne soit pas accompagnée de différenciations histogénétiques plus avancées ni d'élaboration de substances protéiques complexes. Nous rappellerons ici l'extrême pauvreté en substances basophiles de l'amnios chez le Poulet et du cône ectoplacentaire chez la Souris.

Résumé. — Au début du développement embryonnaire le blastodisque de la Poule est relativement pauvre en substances basophiles. Elles sont synthétisées intensément au cours du développement ultérieur et s'accumulent comme chez les Amphibiens, Poissons et Mammifères dans les parties du germe où la morphogénèse est des plus active (ligne primitive, système nerveux, placodes, chorde, somites, cœur, îlots sanguins, etc.). L'intervention d'acide ribonucléique ou éventuellement de ses dérivés dans les phénomènes d'induction embryonnaire paraît très probable. Le rôle joué par ces substances dans la croissance embryonnaire a été discuté.

No 10. **Käthi Wirz,** Basel. — Die Bedeutung der cerebralen Indexformel bei Säugetieren.

Die Ermittlung der Indexformel des Gehirns, die uns ein Mass des Cerebralisationsgrades gibt, liefert einen Beitrag zum allgemeinen Problem des Entwicklungsgrades, der Ranghöhe einer Tierform oder Tiergruppe. Unter Ranghöhe verstehen wir meistens die Stellung einer Tierart im System. Die Kriterien zur Bestimmung der Ranghöhe sind verschiedene. Eines der wichtigsten unter ihnen ist der Ausbildungsgrad des Gehirns, die Cerebralisation.

V. Franz (1924) definiert Ranghöhe folgendermassen: Die Höhe eines Organismus hängt vom Grad seiner Vervollkommnung ab. Eine Tierform hat dann einen hohen Grad von Vervollkommnung erreicht, wenn sie zugleich zentralisiert und differenziert ist. Diese Art der Vervollkommnung nennt Franz *Elevation.* Die Cerebralisation gibt uns ein Mass zur Bestimmung der morphologischen Wertigkeit des Gehirns, nicht aber ein Mass zur Bestimmung der Elevation eines Typus, denn Cerebralisation ist nur ein Ausdruck der Zentralisierung und nicht zugleich der Differenzierung im Sinne von Franz.

Die grundlegenden Arbeiten über Cerebralisation bei Säugetieren sind diejenigen von Dubois (1897). Er gelangte zur Aufstellung einer Formel: $e = cs^r$, wobei e das Hirngewicht, s das Körpergewicht, r den Relationsexponenten und c den Cephalisationsfaktor bedeutet. Das Hirngewicht ist demnach eine Funktion von „Körpergrösse" (s^r) und Cerebralisation (c). Der Relationsexponent stellt nach Dubois eine konstante Grösse dar. Er beträgt $r = 0{,}56$. Das Hirngewicht und das Körpergewicht können direkt bestimmt werden. Auf Grund der Werte von c, dem Cephalisationsfaktoren, die für jede Tierart berechnet werden können, konnte Dubois eine Rangordnung für Säugetiere aufstellen. Die Untersuchungen, die in der Zoologischen Anstalt in Basel seit einigen Jahren durchgeführt werden, zeigen dass der Relationsexponent bei Vögeln, entgegen den Annahmen von Lapicque (1907), dessen Arbeiten auf den Resultaten von Dubois basieren, keine konstante Grösse darstellt. Dasselbe konnte ich bei Säugertieren feststellen. Der Relationsexponent stellt eine sehr variable Grösse dar, die zu

interpretieren zur Zeit noch nicht möglich ist. Durch den Nachweis der Inkonstanz des Relationsexponenten aber wird eine Berechnung des Cephalisationsfaktors als Vergleichswert sinnlos. Die Duboissche Formel zur Ermittlung des Cerebralisationsgrades ist somit unbrauchbar geworden. Mit ihr aber verlieren zugleich alle Folgerungen, die auf der Annahme der Konstanz des Relationsexponenten beruhen, ich denke hier vor allem an die Arbeiten von Lapicque und Brummelkamp, jede Bedeutung.

Von der Überlegung ausgehend, dass das gegenseitige Verhältnis der einzelnen Hirnteile etwas über den Differenzierungsgrad einer Tierform aussagen müsste, ist in der Folge versucht worden, auf einem anderen Wege zur Ermittlung der Rangordnung bei Säugetieren zu gelangen. Um den Ausbildungsgrad der verschiedenen Hirnteile bei den Tierarten vergleichend messen zu können, müssen wir einen Bezugswert haben, der Ausdruck einer möglichst elementaren Funktion von Hirn- und Körpergewicht ist. Diesen Hirnteil finden wir im Elementarapparat des Gehirns. Ihm wird der Integrationsapparat gegenüber gestellt. Es ist praktisch unmöglich, den Elementarapparat vom Integrationsapparat zu lösen, wir können nur die hauptsächlichsten Integrations*orte* abtrennen, nicht aber die ihnen zugehörigen Faser- und Schaltsysteme. Wir müssen also nach einem anatomisch fassbaren Hirnteil suchen, der ausser dem Elementarapparat noch die Faser- und Schaltsysteme des Integrationsapparates in sich einschliesst. Diesen Hirnteil finden wir im Stammrest (Portmann 1942). Dieser Stammrest umfasst bei den Säugetieren das Myelencephalon, die basalen Teile des Metencephalon, das Mesencephalon und das Diencephalon. Ihm werden gegenüber gestellt die drei Integrationsorte verschiedener Wertigkeit, Neopallium, Rhinencephalon und Cerebellum. Die Gewichtswerte dieser drei Integrationsorte werden durch den Wert des Stammrestes geteilt. Die sich ergebenden Quotienten sind die *Indices*. Diese Indexwerte aber sind anfechtbar, weil im Stammrest, dem Bezugswert, selber Anteile des Integrationsapparates enthalten sind. Wir dürfen nun aber annehmen, dass im Stammrest der nach allen Kriterien der Morphologie, Embryologie und Palaeontologie archaischsten Säugergruppe, der Insectivora, die Anteile des Integrationsapparates am geringsten sind. Die Gerade, die die einzelnen Stammrestwerte der Insectivora im logarithmischen Koordinatensystem miteinander verbindet, bildet daher unsere Bezugsgerade.

Auf dieser Linie liegt für jede Körpergrösse ein bestimmter Stammrestwert, derjenige Wert nämlich, den eine Tierform als eigenen Stammrest besässe, wenn sie den Insectivora angehören würde. Diese Stammrestwerte nennen wir Grundzahlen (PORTMANN 1942). Die Indices werden nun mit diesen Grundzahlen bestimmt. Wir können auf dieser Basis ausser den erwähnten Indices auch einen Stammrest-Index ermitteln. Er wird ein Ausdruck des Anteils der Neuhirnbahnen sein, zugleich aber mitbestimmt werden durch gewisse vegetative Zentren, die sich innerhalb der Säugetiere verschieden verhalten. Das Neopallium ist das Zentrum der höchsten Integrationsorte. Seine Masse darf weitgehend als Mass der cerebralen Differenzierungshöhe des Gehirns gelten. Der Riechhirn-Index stellt für uns das einzige Zahlenmass der Sinnesorganisation eines Tieres dar. Die Ausbildung des Riechhirns steht derjenigen des Neopalliums entgegen. Formen mit grossem Riechhirn zeichnen sich durch einen geringen Neopallialanteil aus und sind als nieder stehend zu taxieren. Die Ausbildung des Cerebellums hängt vor allen Dingen von der Bewegungsart einer Tierform ab.

Wir messen den Grad der Cerebralisation, d. h. also der Zentralisation des Gehirns nicht nur mit einer einzigen Zahl. Wir bestimmen eine „Indexformel“, die einen morphologischen Wert besitzt, ähnlich dem einer Zahnformel, und die jeden, der im einzelnen mit der Wertigkeit der Hirnteile bei Säugetieren vertraut ist, sofort eine erste Entscheidung über die Stellung einer Tierart treffen lassen. Der Cerebralisationsgrad gibt uns ein Mass der Zentralisierung, das eine genau bestimmbare Grösse darstellt und so einen objektiven Masstab für die vergleichende Beurteilung der Säugetiere ergibt. Darin sehen wir die Bedeutung der Indexformel. Die Indices liefern einen wesentlichen Beitrag zur Taxierung der psychischen Leistungsfähigkeit der einzelnen Tierformen und Tiergruppen.

Wenn wir den Grad der Cerebralisation vergleichen mit den allgemein bekannten morphologischen Kriterien, die hier nicht diskutiert werden, so kommen wir zum wichtigsten Resultat, dass gesteigerte Cerebralisation bei den heute lebenden Säugetieren auf allen Stufen der Differenzierungshöhe vorkommt.

Die bedeutsamsten dieser Stufen sollen hier charakterisiert und durch Beispiele belegt werden (Tabelle). Zur ersten Gruppe gehören alle Tierformen, die den primären Zustand repräsentieren. Es sind

Formen von niedriger Gesamtorganisation ohne Spezialanpassung. Sie sind durch ausgesprochen niedere Indices gekennzeichnet. Hieher zählen viele Insectivoren, die Mäuseartigen unter den Nagern, der Klippschliefer, Tragulus und die Suidae unter den Huftieren. Die zweite Gruppe umfasst ebenfalls Formen von niedrigem Gesamtcharakter aber von spezialisierter Lebensweise. Zu ihnen gehören die Edentata, die sich durch einen auffällig hohen Riechhirnindex kennzeichnen. Zu dieser Gruppe sind auch die Fledermäuse zu rechnen. In der dritten Gruppe sind Tierformen vereinigt, die bei niedriger Gesamtorganisation eine verglichen mit andern Vertretern ihrer Ordnung hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Es sei hier vor allem auf die Stellung der Sciuridae hingewiesen. Sie werden von den Systematikern an die Basis der Nagetiere gestellt. Ihrer Hirnausbildung nach hingegen sind sie weit höher zu stellen, als etwa die Muridae und die Cricetidae, die von den Hörnchenartigen abstammen. Zur vierten Gruppe gehören Tierformen, die von hoher Gesamtorganisation sind, sich aber durch viele primäre Merkmale auszeichnen, und die eine hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Hierher gehören die Bären. Sie sind die höchst cerebralisierten Landraubtiere. Hieher gehören aber auch die Kamele, die von den Systematikern allgemein als archaisch und tiefstehend bezeichnet werden. Sie haben in ihrer Gehirnausbildung die Spitzengruppe der Artiodactyla, die Bovidae überflügelt. Ferner müssen wir den Elefanten, eine ausserordentlich hoch cerebralisierte Form und die Simia in diese Gruppe einreihen. Die fünfte Gruppe umfasst nur eine einzige Familie, die Bovidae. Es sind dies Formen von ausgesprochen hoher Gesamtorganisation. Sie werden auf Grund triftiger morphologischer Erwägungen an die Spitze der Paarhufer gestellt. Ihre Cerebralisationsstufe aber ist als relativ nieder zu bezeichnen. In der sechsten Gruppe endlich sind diejenigen Formen vereinigt, die bei hoher Gesamtorganisation eine hohe Cerebralisationsstufe erreicht haben. Diese Formen entsprechen der FRANZschen Definition der Elevation. Hieher gehören die Felidae, die, darauf sei hier noch besonders hingewiesen, auf einer tieferen Cerebralisationsstufe stehen als die Huftiere. Dies widerlegt die allgemeine Ansicht, dass die Raubtiere höher stehen als die Huftiere. In dieser Gruppe finden wir ferner auch die Equidae und die höchst cerebralisierten unter den Artiodactylen, die Giraffidae und die Cervidae. Hierher gehören aber auch die Wasserraub-

tiere und die Wale, die die Indexwerte des Menschen beinahe erreicht haben.

Bei der Beurteilung einer Form nach ihren Indexwerten ist besonders das Verhältnis von Neopallium-Index und Riechhirn-

	N.-I.	Rh.-I.	C.-I.	St.-I.
Niedrige Organisation ohne Spezialisierung, niedere Cerebralisation.				
Muridae	1,92	0,628	0,608	1,28
Erinaceidae . . .	0,772	1,82	0,573	1,00
Niedrige Organisation, spezialisiert, niedere Cerebralisation.				
Edentata	2,82	3,80	1,74	2,74
Niedrige Organisation ohne Spezialisierung, rel. hohe Cerebralisation.				
Sciuridae	5,23	0,84	1,76	3,34
Hystricom. . . .	6,30	1,20	1,67	2,70
Hohe Organisation, viele primäre Merkmale, hohe Cerebralisation.				
Ursidae	23,3	2,17	5,10	4,65
Tylopoda	23,1	1,58	4,34	5,15
Homo	170,0	0,23	25,7	10,0
Hohe Organisation, relativ niedere Cerebralisation.				
Bovidae.	20,1	1,44	3,17	4,63
Hohe Organisation, hohe Cerebralisation.				
Felidae	18,4	1,08	3,29	4,02
Equidae	32,3	1,65	5,34	6,82
Giraffidae	29,5	1,66	3,89	4,57

Index, dann aber auch dasjenige von Neopallium-Index und Stammrest-Index wichtig. Die Ausbildung des Stammrestes ist ja einerseits mit der Entfaltung des Neopalliums eng verknüpft, durch das Wachstum des Neopalliums bedingt, denn der Stammrest enthält grosse Teile der Neuhirnbahnen. Anderseits aber ist der Stammrest Repräsentant vegetativen Geschehens. Wir wissen nun, dass gewisse vegetative Zentren in der aufsteigenden Säugerreihe abnehmen. Von zwei Formen mit gleich grossem Neopallium-Index ist also diejenige mit dem kleineren Stammrest-Index als höher stehend zu bewerten.

Unsere Liste liesse sich beliebig erweitern, doch hoffe ich, an Hand dieser wenigen Beispiele gezeigt zu haben, dass die quantitative Erfassung des Cerebralisationsgrades in der Indexformel uns die Möglichkeit zur objektiven Bestimmung qualitativer Unterschiede bietet. Die Indexformel ist ein Ordnungskriterium, das in hohem Masse einen Beitrag zur differenzierenden Untersuchung grosser systematischer Einheiten zu leisten im Stande ist.

LITERATURVERZEICHNIS

1897. Dubois, E. Soc. Anthrop. Paris. Sér. 4, *8*.
1924. Franz, V. *Die Geschichte der Organismen*. Jena.
1907. Lapicque, L. Soc. Anthrop. Paris. Sér. 5, *8*.
1942. Portmann, A. *Die Ontogenese und das Problem der morphologischen Wertigkeit*. Rev. Suisse Zool. 49.
1948. Wirz, K. *Zur quantitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren*. Acta Anatomica V.

No 11. **Adolf Portmann.** — Die cerebralen Indices beim Menschen.

Zoologische Anstalt der Universität Basel.

Durch die Studien von Lapicque (1934) und von Versluys (1937) sind die Ideen von E. Dubois über die Cerebralisation des Menschen weit verbreitet worden. Ganz besonderen Anklang hat der Gedanke gefunden, es sei die Evolution des Primatenhirns durch Cephalisationssprünge zu erklären. Dieser Gedanke hat an Überzeugungskraft gewonnen, seit durch die Mutationsforschung die Möglichkeiten diskontinuierlicher, sprunghafter Entwicklung gezeigt worden sind.

Dubois (1897) geht aus von der Annahme, das Körpergewicht S stehe zum Hirngewicht *s* in der Beziehung $s = K \cdot S^r$, wo *r* als Konstante vom Wert 0,56 gilt und K den sog. Cephalisationsfaktor, einen Ausdruck der Entwicklungshöhe darstellt. Für die Primaten ergibt die Bestimmung von K eine Serie von Werten, die, wenn K des Menschen als 1 gesetzt wird, etwa die folgende Reihe darstellen:

Mensch	1
(Pithecanthropus	1/2 hypothetisch)
Anthropoiden	1/4
Affen (Schmalnasen)	1/8
niedr. Primaten	1/16

Die realen Werte weichen von diesen Reihenwerten beträchtlich ab, doch betont Lapicque sehr, dass die heterogene Bedingtheit solcher Resultantenwerte derartige Abweichungen erkläre, und dass sich darunter eben doch das verborgene Gesetz ahnen lasse. Damit Pithecanthropus den Sprung vom Menschenaffen zum Menschen durch eine Stufe markiert, muss sein Körpergewicht zu 103 Kg angenommen werden — ein Ansatz, der auf etwas schwachen Füssen steht.

Die Untersuchungen, die in den letzten Jahren in der zoologischen Anstalt zu Basel an Vögeln durchgeführt worden sind (Portmann 1946, 1947), und die jüngst durch solche an Säugern ergänzt werden konnten (Wirz, 1948), zeigen den Irrtum, auf dem

die bisherige Berechnung des Cephalisationsfaktors beruht: Der Faktor K hat nur dann Vergleichswert, wenn die Beziehung Körpergewicht: Hirngewicht die angenommene Konstanz besitzt. Unsere Messungen an grossem Material zeigen, dass der Relationsexponent von Gruppe zu Gruppe wechselt, dass also die Beziehung Hirn: Körpergewicht nicht den generellen Charakter hat, den man ihr zuerkennen wollte, sondern eine gruppentypische Grösse ist und sehr komplizierte, je nach der systematischen Einheit wechselnde Beziehungen ausdrückt. Damit fallen alle Folgerungen dahin, die sich auf die Konstanz des Relationsexponenten stützen. Die vorhin erwähnte Reihe der Cephalisationsfaktoren ist nur ein Ausdruck dafür, wie weit in der logarithmischen Darstellung die Punkte, welche diese Hirn-Körperrelation der Primaten darstellen, über einer Geraden liegen, die nach dem Dubois-schen Exponenten ansteigt. Wir haben aber keinen Grund, in dieser Geraden eine biologisch besonders ausgezeichnete Linie zu sehen, die vor anderen den Vorzug einer basalen Beziehung beanspruchen dürfte.

Wir versuchen auf einem anderen Wege zu einem quantitativen Ausdruck für die Cerebralisation zu kommen, indem wir intracerebrale Indices bestimmen. Sie beziehen sich als Grundzahl auf denjenigen Stammrest, der innerhalb der Säuger als der für das jeweilige Körpergewicht niedrigsten Wert gelten muss. Die Methode ist in den oben erwähnten ausführlicheren Arbeiten beschrieben und begründet.

	Indices von				Körpergewicht in gr.	Hirngewicht in gr.
	Neopalliüm	Riechhirn	Kleinhirn	Stammrest		
Lemur	13,5	0,98	3,24	3,72	1500	23
Cebus	53,7	0,27	7,25	6,92	1860	69
Meerkatze	33,9	0,42	4,90	4,79	2800	56
Pavian	47,9	0,33	5,13	6,24	12500	170
Schimpanse . . .	49,0	0,03	7,59	4,47	61000	363
Mensch	170,0	0,23	25,70	10,0	70000	1290

Unsere Tabelle gibt aus dem Material von Frl. Wirz die Indices von Primatengehirnen. Diese Zahlen zeigen zunächst den zu erwartenden Anstieg von Neopallium-Cerebellum- und Stammrest-Index in der Reihe von Lemuren über Schmalnasen, Anthropoiden zum

Menschen. Ferner illustrieren sie das Sinken des Riechhirn- Index, das erwartungsgemäss verläuft, wenn man von der sehr überraschenden Eigenart des Schimpansen absieht, dessen Riechhirn-Index weit unter dem des Menschen liegt.

Wir beachten vor allem die ausgeprägte Eigenart des Breitnasentypus, der durch Cebus repräsentiert wird. Alle seine Indices sind höher als die des Schimpansen, nur der Index des Kleinhirns kommt dem des Anthropoiden gleich. Diese Details bezeugen eindrücklich die Sonderstellung der südamerikanischen Affengruppe.

Anderseits ist der Vergleich von Pavian und Schimpanse geeignet, die Stellung der Anthropoiden zu klären. Zeigt er doch einerseits, dass beim Pavian der Stammrestindex stärker, beim Schimpansen die zwei Integrationsorte des Cerebellums und des Neopalliums relativ massiger sind. Derselbe Vergleich macht aber auch deutlich, dass die Stellung der Anthropoiden nicht einfach intermediär zwischen Menschen und niederen Affen ist, sondern dass die Lücke zwischen der Anthropoidenstufe und unserer Organisation eine sehr grosse ist.

Wir betonen diesen Abstand besonders, weil er geeignet ist, die Vorstellungen über die Menschwerdung zu beeinflussen. Entgegen der Auffassung, dass der Schimpanse der Ahnenlinie der Hominiden sehr nahe stehe, wie sie von manchen Anthropologen vertreten wird, ist ja gegenwärtig eine andere Meinung weit verbreitet: dass nämlich die Hominiden sehr früh, im Oligocän oder Miocän eine Sonderentwicklung eingeschlagen hätten, die von Affengruppen mit geringer Körpergrösse und hoher Cerebralisation ausgegangen sei. Die Indexzahlen von Cebus können die Vorstellung von einem solchen primitiven Typus stützen, ohne dass dieser im Übrigen Breitnasenmerkmale gehabt hätte.

Die Indexformel des Menschenhirns zeigt, dass wir nicht nur das Neopallium beachten dürfen, sondern dass Stammrest sowohl wie Kleinhirn eine sehr hohe Steigerung über das Niveau der andern Primaten erfahren haben

Die Bestimmung von Hirnindices darf nicht zu einer rein quantitativen Betrachtung des Gehirns verführen. Auch sollen die hier gegebenen Vergleichswerte nicht zu verfrühten Versuchen dienen, um zwischen den sich widersprechenden Ansichten über die Evolution der Hominiden schon jetzt zu entscheiden. Wir sehen die augenblickliche Bedeutung der Bestimmung solcher Indices in

erster Linie darin, dass sie für die Eigenart unserer Lebensform zeugen und uns dadurch an das wahre Ausmass der Probleme mahnen, welche der Evolutionsforschung aufgegeben sind.

ZITIERTE LITERATUR.

Lapicque, L. *Sur le développement phylogénétique du Cerveau.* Ann. Sc. Nat. 10. Sér. Zool. Vol. 17, 1934.

Portmann, A. *Etudes sur la Cérébralisation chez les Oiseaux I, II.* Alauda. Vol. XIV, 1946; XV, 1947.

Versluys, J. *Hirngrösse und hormonales Geschehen bei der Menschwerdung.* Wien, 1937.

Wirz, K. *Zur quantitativen Bestimmung der Ranghöhe bei Säugetieren:* Acta Anatomica V, 1948.

N° 12. **S. Dijkgraaf,** Groningen. — Ueber den Gehörsinn mariner Fische.

Die alte Streitfrage, ob Fische hören können, ist durch die Untersuchungen v. Frisch' und seiner Schüler schon vor längerer Zeit wenigstens für bestimmte Gruppen von Süsswasserfischen in positivem Sinne entschieden worden. Die Frage konnte und kann auch heute noch ein erhöhtes Interesse beanspruchen und zwar deshalb, weil am Ohrlabyrinth der Fische gerade jener Teil vollkommen fehlt, der bei den Säugetieren immer als das eigentliche Gehörorgan betrachtet wurde, nämlich die Schnecke mit ihrer Basilarmembran. Die Basilarmembran tritt in der Wirbeltierreihe zuerst bei den Amphibien auf, also beim Übergang zum Landleben; ich möchte die Vermutung aussprechen, dass sie speziell dazu dient um Luftschall zu perzipieren, d. h. Schwingungen, die das Labyrinth auf dem Wege über die Gehörknöchelchen erreichen. — Die Pars superior des Labyrinthes — Bogengänge und Utriculus — ist bei allen Vertebraten wesentlich gleich gebaut und dient der Regulierung des Gleichgewichtes und der Bewegungen. Mit der Tonwahrnehmung hat sie nichts zu tun. Die Pars inferior setzt sich bei Fischen aus zwei Säckchen zusammen, Sacculus und Lagena, je mit einem Otolithen und einer entsprechenden Sinnesendstelle. Der

Sacculus findet sich bei allen Vertebraten, die Lagena nur bis einschliesslich der Vögel.

Bei der Elritze hat nun v. FRISCH gezeigt, dass Entfernung der Pars inferior Taubheit zur Folge hat. Nur die tiefsten Töne wurden noch mit dem Hauttastsinn wahrgenommen. Bezüglich der Hörleistungen der Elritze möchte ich kurz erwähnen, dass ihre obere Gehörgrenze bei 5-6000 Hz gefunden wird (= 1-2 Oktaven unterhalb der des Menschen), dass ihre Hörschärfe annähernd der menschlichen entspricht, dass ferner die Grenze ihres Tonunterscheidungsvermögens bei 1/3-1/2 Ton liegt, was angesichts des Fehlens einer Basilarmembran besonders bemerkenswert erscheint, da ja diese (wenigstens bei den Säugetieren) auch heute noch als ein Analysator für Töne verschiedener Frequenz aufgefasst wird.

Aehnlich gute Hörleistungen wie die Elritze wiesen auch andere Cypriniden auf, sowie Vertreter der übrigen drei Familien, die zusammen mit den Cypriniden die Gruppe der Ostariophysen bilden. Die Feinhörigkeit der Ostariophysen beruht auf dem Besitz der sog. WEBERschen Knöchelchen, einer Verbindung zwischen Schwimmblase und Labyrinth. Nach Entfernung der Schwimmblase ist eine Elritze schwerhörig. Auf Grund des anatomischen Baues scheint vor allem der Sacculus prädisponiert zur Aufnahme der ihm von der Schwimmblase zugeleiteten Schwingungen (DE BURLET). Durch sinnreiche Exstirpationsversuche hat. v. FRISCH feststellen können, dass der Sacculus bei Schallreizung tatsächlich vorwiegend oder gar ausschliesslich auf diesem Wege erregt wird. Zur Lagena gelangen die Schallwellen nach v. FRISCH direkt durch das sog. „Lagenafenster“, einer verdünnten Stelle im Schädelknochen.

In scharfem Gegensatz zu dem erwähnten ausgezeichneten Hörvermögen der Ostariophysen und einiger weiterer, kleiner Gruppen von Süsswasserfischen, die besondere Mechanismen am Labyrinth aufweisen, stehen die Hörleistungen der Nicht-Ostariophysen, zu denen vor allem beinahe sämtliche Meeresfische gehören. Sogar die Dressurmethode hat hier entweder versagt, wie beim Barsch und der Forelle, oder doch sehr viel bescheidenere Resultate gezeitigt. Beim Aal fand DIESSELHORST die obere Hörgrenze bei 5-600 Hz, also 3½ Oktaven tiefer als bei der Elritze, während auch die Hörschärfe wesentlich geringer war. Exstirpationsversuche am Labyrinth zur Lokalisierung des Ortes der Schallperzeption führten zu keinen klaren Ergebnissen.

Der erwähnte Gegensatz zwischen den gut hörenden Ostariophysen und den übrigen Fischen liess die Frage berechtigt erscheinen, ob nicht die akustische Funktion der Pars inferior etwa eine Ausnahmeleistung darstelle, gleichsam beruhend auf inadäquater Reizung (v. BUDDENBROCK), während die eigentliche Bedeutung dieses Labyrinthteiles eine andere wäre. Zur Entscheidung dieser Frage schien es mir im Hinblick auf die schlechten bisherigen Ergebnisse mit Süsswasser-Nichtostariophysen erwünscht eine Fischart zu wählen, die als Erzeuger biologisch bedeutsamer Laute von vornherein eine gute Ausbildung des Gehörs erwarten liess. Leider erschien aber die als Versuchsfisch ausersehene *Corvina nigra* (Sciaenidae = „Trommelfische") im Vorjahre nicht zur gewohnten Zeit in die Bucht von Neapel, sodass die meisten Versuche mit *Gobius paganellus* angestellt wurden. Auch die Gobiiden eigneten sich insofern besonders zu unserem Zweck, als der Sacculus bei ihnen extrem vergrössert ist. Der entsprechend grosse Otolith reicht bis unters Schädeldach hinauf, wodurch die Ausschaltung der Pars inferior unter Schonung der Pars superior von oben her ermöglicht und somit sehr erleichtert wird.

In einer ersten Versuchsserie studierte ich den Effekt der Ausschaltung der Pars inferior auf die Gleichgewichtserhaltung. Die Tiere wurden dazu ausserdem geblendet, um optische Orientierung zu verhindern, und sie wurden durch geeignete Massnahmen zum freien Schwimmen veranlasst, damit sie sich auch taktil nicht orientieren konnten. Von Einzelheiten abgesehen zeigte es sich, dass keine Gleichgewichtsstörung auftrat, weder nach einseitiger noch nach beidseitiger Ausschaltung der Pars inferior.

In einer zweiten Versuchsserie wurde der Einfluss der Operation auf das Hörvermögen untersucht. *Gobius* liess sich sehr leicht auf Stimmgabeltöne dressieren, die direkt auf das Aquarium oder auf den Tisch, auf dem es stand, übertragen wurden; Dressur auf einen in der Luft erzeugten Pfiff hingegen misslang. Die obere Hörgrenze fand ich bei 6-800 Hz. Nach einseitiger Ausschaltung der Pars inferior war die Schallwahrnehmung nicht gestört. Nach Operation auch der zweiten Seite trat eine deutliche Verschlechterung auf, indem die obere Hörgrenze auf etwa 500 Hz herabgesetzt war, während die Reaktionen nur mehr unregelmässig und erst bei grösserer Intensität der Töne zustande kamen. Die tiefen Töne, etwa ein Ton von 100 Hz, wurden hingegen nach wie vor gleich

ACHTUNG!

Am Ende dieses Bandes befindet sich
sowohl die Zusammenfassung von "Tomo 22" (1945)
als auch diejenige dieses Bandes "Tomo 23" (1947)

gut beantwortet (auch nach zusätzlicher Ausschaltung der Pars superior und der Seitenorgane). Es beteiligt sich offenbar auch hier der Hauttastsinn an der Schallwahrnehmung. Es ergab sich noch, dass die Otolithen des Sacculus für das Zustandekommen von Schallreaktionen sogar im höchsten Tonbereich nicht unbedingt erforderlich sind.

Kurz vor der Abreise aus Neapel konnte noch eine *Corvina nigra* auf Stimmgabeltöne dressiert werden. Sie reagierte sehr lebhaft und ohne weiteres auch noch auf die höchste mir zur Verfügung stehende Stimmgabel, ein Ton von 1024 Hz. Die obere Hörgrenze von Corvina liegt also zweifellos noch höher, und bedeutend oberhalb derjenigen von Gobius. Dieses Ergebnis spricht schon an sich dafür, dass auch hier dem Labyrinth eine akustische Funktion zukommt; denn es ist unwahrscheinlich, dass der Hauttastsinn noch auf derart hohe Frequenzen ansprechen könnte.

Zum Schluss noch einige Bemerkungen über die Anwendung der elektrophysiologischen Methode zur Lösung unseres Problems. Derartige Versuche sind vor kurzem in Groningen in Zusammenarbeit mit dem Physiker De Vries begonnen worden und haben ergeben, dass im Sacculus eines Kaulbarsches (Nicht-Ostariophyse), sowie in der Lagena eines Karpfens (Ostariophyse) bei Schallreizung kräftige Potentialschwankungen auftreten, die der Frequenz des auslösenden Tones genau synchron sind. Die Erscheinung entspricht also dem von Wever und Bray entdeckten sog. Cochlea-Effekt am Säugerlabyrinth. Diese Cochlea-Potentiale werden als solche nicht, wie man anfänglich meinte, entlang dem N. acusticus dem Gehirn zugeleitet. Man gelangte zu dieser irrigen Vorstellung, weil die kräftigen Cochlea-Potentiale physikalische Stromschleifen bilden, welche sich bis auf den Nerven erstrecken. Was im Hörnerven bei Schallreizung wirklich vor sich geht wurde erst vor wenigen Jahren (1943) von Galambos und Davis entdeckt mil Hilfe spezieller Mikro-Elektroden. Diese gestatteten die Ableitung der Aktionsströme von einzelnen Akusticusfasern der Katze, wobei sich ergab, dass beim Erklingen eines bestimmten Tones Impulse nur in bestimmten Fasern auftreten. Töne verschiedener Frequenz werden also über verschiedene Nervenfasern dem Gehirn übermittelt. Die Frequenz der Impulse in der einzelnen Faser hingegen wechselt mit der Intensität des „zugehörigen“ Tones, ein Prinzip, welches sich ja bei Sinnesnerven ganz allgemein verwirklicht findet.

Es wäre natürlich sehr interessant zu erfahren, ob auch im Hörnerven der Fische bestimmte Töne Impulse nur in bestimmten Fasern auslösen, interessant besonders wieder im Hinblick auf das Fehlen eines räumlich gegliederten Analysators am Beginn des Nerven nach Art der Basilarmembran der Säuger.

Zusammenfassend glaube ich feststellen zu können, dass die Pars inferior des Labyrinthes auch bei nichtostariophysen Fischen keine statische, sondern eine akustische Funktion erfüllt.

N° 13. **A. Pruvot-Fol,** Sceaux. — Les *Porostomata*, un groupe d'Opisthobranches et leurs affinités.

Les questions de systématique sont aujourd'hui passées au second rang — pour ne pas dire plus — des préoccupations des zoologistes; et cependant la classification garde toute son importance, et si elle peut être considérée comme fixée dans ses grandes lignes, dans les groupes de moindre importance, Familles, Genres..., il reste du flottement et des problèmes à résoudre.

En Malacologie, l'organe qui a fourni les caractères des Classes fut tout d'abord le pied: Gastéropodes, Céphalopodes, etc.; mais il a fallu renoncer aux Hétéropodes et Ptéropodes, comme Classes: ce sont des Gastéropodes pélagiques. Ce fut ensuite la branchie; nombreux sont les noms terminés par « branches » ou « *branchiata* », dont un bon nombre sont abandonnés; et enfin la radula; mais celle-ci ne nous concerne ici que par son absence, les *Porostomata* en étant dépourvus.

L'absence de radula ne suffit pas à prouver la parenté de deux groupes, elle s'est produite plusieurs fois de façon tout à fait indépendante.

Mais ici, chez les *Porostomata*, la forme aberrante de la partie antérieure du tube digestif a amené R. Bergh à démembrer la Famille des Inférobranches de Cuvier, Famille artificielle basée sur le fait que les deux genres qui la composaient possédaient des lamelles respiratoires sous le manteau, autour du pied et n'en avaient pas sur le dos.

Il a fallu reconnaître que la position et la constitution des organes de la respiration n'avaient pas partout une importance

primordiale: les deux genres: *Phyllidia* et *Armina* (Pleurophyllidia) qui composaient l'Ordre des Inférobranches appartiennent à des superfamilles différentes et assez distantes. Les Phyllidies font maintenant partie des *Porostomata* avec une Famille de Doridiens, longtemps confondus avec les Doridiens véritables. L'aspect extérieur de ce groupe: les *Dendrodoris* d'Ehrenberg, est en effet, à tel point analogue à celui des *Doris* qu'il est fort difficile de les distinguer dans les travaux et sur les planches des anciens naturalistes. Les *Dendrodoris* ont, comme les *Doris*, une forme ovale, un manteau ample, lisse ou tuberculeux, des rhinophores lamelleux rétractiles dans des poches, et une branchie ramifiée entourant l'anus dorsal. En réalité, avec un peu d'habitude, on peut les distinguer dès avant dissection, à certains signes extérieurs sur lesquels je ne puis m'appesantir, dont les principaux sont la position très antérieure des rhinophores et très postérieure de la branchie; la consistance, etc., mais surtout la forme de l'orifice buccal. C'est un petit trou presque circulaire sur un mamelon protractile; et la forme de cette bouche est la même chez les Phyllidies et a fait donner à la Superfamille le nom de *Porostomata*. Ce n'est qu'à la dissection que l'on a reconnu (ce furent d'abord les deux auteurs bien connus J. Alder et A. Hancock), que cette forme de bouche était le signe extérieur d'un tube digestif spécialisé, indice d'un mode de nutrition qui diffère de celui des autres Nudibranches. Toute la partie antérieure du tube digestif est analogue dans les deux Familles de cette Superfamille: Dendrodorididae et Phyllidiadae: totalement dépourvues de parties dures; c'est-à-dire de mâchoires et de radulas. Mais combien différait l'aspect extérieur !

Les Phyllidies, par contre, ont un cercle de lamelles entre le manteau et le pied, pas de branchies dorsales autour de l'anus; un manteau coriace et pustuleux se rabattant tout autour jusqu'au niveau de la sole pédieuse et une coloration de fond presque toujours noire au lieu des délicats et vifs coloris des *Dendrodoris*. Mais l'anatomie est sensiblement la même: il y a une glande ou une double glande débouchant à l'entrée du bulbe buccal; celui-ci est long, en forme de saucisse recourbée, et les ganglions buccaux qui, (Eliot a bien souligné ce fait), indiquent la limite entre lui et l'œsophage, se trouvent reportés en arrière de cette boucle, destinée à être portée au dehors comme une trompe. Les deux Familles ont le conduit déférent armé d'épines.

Ainsi que cela s'est produit si souvent, le rapprochement entre ces deux animaux d'aspect extérieur si divers, qui pouvait paraître hardi ou même artificiel, a reçu entière confirmation par les trouvailles successives qui ont fourni des stades intermédiaires intéressants. C'est ainsi que Vayssière décrivit une *Dendrodoris* de la mer Rouge qui avait sous le manteau des rides divergentes, rappelant les lamelles des Phyllidies; que furent successivement trouvées des Dendrodoridiens coriaces et spiculeux comme les Phyllidies, d'autres ayant comme elles des palpes buccaux distincts *(Doriopsilla)* puis des Phyllidiadae dépourvus de palpes *(Phyllidiopsis)* et des espèces ayant des verrues sur le manteau au lieu de crêtes et de pustules. Enfin l'anatomie, qui différait par la constitution d'une glande buccale sessile chez les Phyllidies et à long conduit excréteur chez les *Dendrodoris*, révéla des formes intermédiaires ou pour être plus exact, des entrecroisements de caractères faisant disparaître cette divergence. Une fois de plus un rapprochement, qui tout d'abord avait été dû surtout à une intuition, se trouve confirmé par les trouvailles postérieures à la création du groupe.

Le temps dont je dispose est trop court pour que je puisse faire connaître les détails anatomiques qui ne peuvent être familiers aux non spécialistes: je vais faire passer quelques dessins et gravures qui pourront en donner une idée; les gravures sont tirées de travaux de Bergh et de Vayssière; les dessins sont inédits, et représentent des espèces non décrites, récoltées par moi pendant mes séjours à Banyuls.

Les *Dendrodoris*, réputées tropicales sont plus nombreuses qu'on ne croit en Méditerranée, et une Phyllidie y est trouvée pour la première fois.

No 14. H. Mislin und M. Kauffmann, Basel. — Der aktive Gefässpuls in der Arm-Schirmhaut der Cephalopoden. Mit 2 Textabbildungen.

Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel und der Zoologischen Station Neapel.

Bekanntlich besitzen die Cephalopoden jeweils da, wo grössere Kapillargebiete durchströmt werden müssen akzessorische Blutmotoren eingeschaltet. Während unsere Kenntnisse über die Motorik der peristaltischen Teile des zentralen bezw. visceralen Zirkulationsapparates besonders durch die klassischen Untersuchungen von L. Frédéricq (1) umfangreich sind, wissen wir bis jetzt nichts Genaueres über die Verhältnisse in der Peripherie. Nun finden wir aber vor allem bei einigen pelagischen Formen wie Tremoctopus violaceus, Cirroteuthis Mülleri und Histioteuthis bonelliana zwischen den Rückenarmen mächtig entwickelte Schirmhäute, welche vascularisiert sind und beträchtliche periphere Widerstände darstellen. In gewisser Hinsicht sind darum diese Bildungen der Arm- und Schirmhäute bei den Cephalopoden, als Analoga zum Patagium der Chiroptera aufzufassen. Jedenfalls werden an die Tätigkeit dieser Hautgefässe gleichartige haemodynamische Anforderungen gestellt, wie an die Gefässe der Flughaut. Auf Grund dieser Überlegungen und im Hinblick auf die Tatsache, dass die pulsierenden Teile des Gefässapparates der Tintenfische sehr ausgedehnte sind, war es naheliegend hier nach dem Paralellfall zu den Fledermäusen und Flughunden zu suchen (2).

In Ermangelung des lebenden pelagischen Materials, haben wir unsere Untersuchungen auf die häufigeren Formen des Neapler Litorals beschränken müssen: *Sepia officinalis*, *Octopus vulgaris*, *Octopus macropus* und *Eledone moschata*. Bei geeigneter Fesselung des Tieres kann die Lebendbeobachtung der leicht ausgespannten Zwischenarmhaut im durchfallenden Licht mit der Binokularlupe unter Wasser vorgenommen werden. Einzelheiten der Methode werden in der ausführlichen Arbeit bekannt gegeben. Unter günstigen Umständen kann bereits am völlig unversehrten Tier, oder

nach Abtragung eines Stückes dorsaler Epidermis die Tätigkeit des peripheren Gefässapparates kontrolliert werden. Wir machten hierbei die Entdeckung, dass sämtliche Gefässe der Arm-Schirmhaut zu peristaltischen Pulsationen befähight sind. Die kleinsten und mittleren Gefässe zeigen an verschiedenen Stellen instantane und peristaltische bezw. antiperistaltische Pulsationen. Bei Zimmertemperatur (17° C.): 20-30 Schläge pro Minute. Fortlaufend und regelmässig-rhythmische Peristaltik beobachten wir an den 10-15 cm langen Venen, welche in die 16 Armgefässe einmünden. Die Letzteren zeigen unter normalen Bedingungen ebenfalls stets eine wirksame Peristaltik, die nicht erst als Absterbeerscheinung am abgeschlagenen Arm deutlicher wird, wie Frédéricq anzunehmen schien.

Als Hauptergebnis der Lebendbeobachtung halten wir fest: Der Abfluss dieses peripheren Bedarfskreislauf wird-in Übereinstimmung mit der Zirkulation des Patagiums der Chiroptera-durch eine ausgebreitete Gefässperistaltik reguliert. Der periphere Widerstand wird auch in diesem Fall durch das Eingreifen eines aktiven Gefässpulses (Venenperistaltik) überwunden. Zur Prüfung der Automatie haben wir die kleinen Gefässe mit der an den Microchiropteren ausgearbeiteten Mikromanipulator-Methode zur Einführung der Mikrokanüle isoliert (3). Die Registrierung erfolgte wiederum optisch über Umkehrprisma und Photokymographion (4).

1. *Der Einfluss der Temperatur.*

Das Abhängigkeitsverhältnis von der Temperatur wurde in situ und am isolierten Gefäss (Binnendruck 2,5 cm H_2O) untersucht. Der Biokinetische Temperaturbereich wird zwischen 5° C und 30° C gefunden. Unterhalb 5° C und oberhalb 30° C stehen die Gefässe meist in Systole still. Mit dem Steigen der Temperatur geht die Schlagfrequenz z. Teil ganz erheblich in die Höhe. Bei 6° C erhalten wir 7-9 Schläge pro Minute. Bei 10° C maximal 14, bei 15° C: 20-22. In der Nähe von 20° C werden an verschiedenen aber gleichgrossen Gefässen Frequenzen von 30, 40 und sogar 60 pro Minute gemessen. Bei 22° C kann man 30 aber auch 72 Schläge zählen. 24°: 40 und 80, 26° C: 50 und 114. Oberhalb 26° C hört der regelmässige Pulsschlag auf und wir erhalten nur noch abgehackte Pulsserien von allerdings grosser Regelmässigkeit (Maximale Frequenz: 130 pro Minute). Die auffallende Streuung der Schlag-

frequenzen bei ein und derselben Temperaturstufe, wie auch das Auftreten verschiedener Empfindlichkeitsbereiche verbietet die Anwendung der van t'Hoff-Arheniusschen Regel (5).

Die Zahlen zeigen, dass es sich hier nicht um einfache Streuung handelt, sondern dass offenbar der Gefässzustand (Ernährung, Erregung) verantwortlich ist für die drastischen Divergenzen. Ausgedehntere Versuche *an ein und demselben* Gefäss werden hier zur Klärung führen Können. Auf jeden Fall lässt sich keine ein-

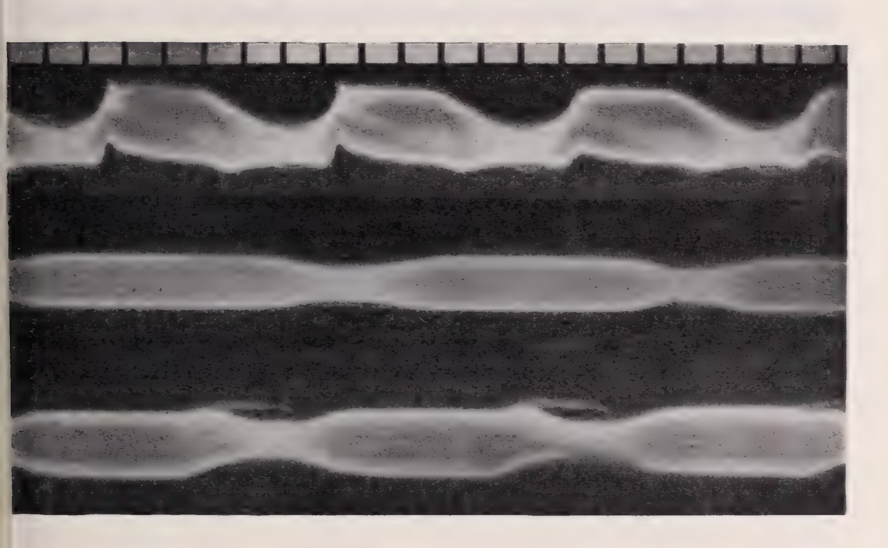


Abb. 1.

Mikroprojektion des isolierten Armhautgefässes (Eledone moschata) photokymographisch registriert.
Druckversuch bei 17° C. Drei Beispiele.
Obere Kurve: 3 cm H_2O, Mittlere Kurve: 6 cm H_2O, Untere Kurve: 9 cm H_2O.
Die Vertikalstreifen sind 1-Sekundenmarken.

fache Temperaturabhängigkeit des Gefässpulses nachweisen. Der Mechanismus der Gefäsperistaltiks der Cephalopoden kann somit im Unterschied zu den Chiroptera, nicht auf einen einfachen Wand-Chemismus zurückgeführt werden.

2. *Der Einfluss der Wandspannung.*

Die isolierten Gefässe schlagen wenn sie völlig leer sind nicht spontan. Sie fangen an sich rhythmisch-peristaltisch zu bewegen, sobald sie unter Druck gefüllt werden (5). Der Einfluss des Füllungs-

grades auf die Schlagfrequenz und das Schlagvolumen wird von 2 cm H_2O an deutlich (Abb. 1). Bei 2 cm H_2O: 3 Schläge pro Minute. Bei 6 cm H_2O: 5, bei 9 cm H_2O: 9 und bei 10 cm H_2O: 11. (Z. T. 17° C) Neben der Frequenzzunahme ist die starke Amplitudenvertiefung auffallend. Von 3 auf 5 cm H_2O nimmt die Amplitude um 30%, von 6 auf 9 cm H_2O um 50% und von 9 auf 10 cm H_2O um 75% zu. Da die Gefässarbeit sich aus dem Produkt von Frequenz und Schlagvolumen errechnen lässt, kann auf eine gute Wirksamkeit dieser Gefässperistaltik geschlossen werden.

3. *Die Innervation.*

Wir haben früher mit den Nerven-Aktionssubstanzen die Flughautvenen nicht erregen bezw. nicht zu einer Frequenz

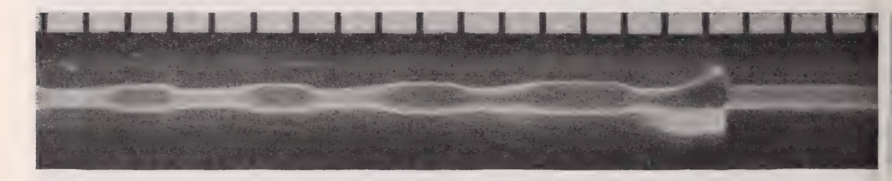


Abb. 2.

Am stillstehenden Gefäss lösst ein Tropfen Acethylcholin 1: 1000000 an die Gefässwand herangebracht Puls aus. Ac-Zugabe auf der Kurve nach Sekundenmarke 4 zu sehen.

Änderung bringen können. Das negative Ergebnis wurde von uns als indirekter Beweis für die Nicht-Innervation dieser Venen genommen (6). An den Cephalopoden-Gefässen bekommen wir mit Adrenalin 1: 100000 starke systolische Wirkung, ohne Einfluss auf die Pulsfrequenz. Mit Acethylcholin 1: 1 00 000 führen wir am systolisch stillstehenden Gefäss regelmässig eine vollständige Diastole herbei. Am stillstehenden Gefäss wird meist schlagartig die Pulsation von starker Amplitude ausgelöst (Abb 2). In einigen Fällen wird auch eine Frequenzerhöhung von 20 auf 23 und von 32 auf 35 pro Minute nachgewiesen. Unter dem Einfluss der cholinergischen Substanz wird das Armhautgefäss zur Tätigkeit angeregt. Nachdem wir auch mit Methylenblau supravital, am nochpulsierenden Gefäss eine weitmaschiges nervöses Geflecht darstellen konnten, blieb nur noch der direkte physiologische Nachweis der motorischen Innervation übrig. Es ist uns nun gelungen, am kurarisierten Tier bei

mechanischer Reizung des Visceral- und Cerebralganglions Vasokonstriktionen auszulösen. Diese Gefässverengerungen konnten bis zum restlosen Schwund des Gefässlumens gehen. Neben den Konstriktionen war auch ein geringfügiger Frequenzanstieg zu beobachten. Ob bei dieser Innervation Visceralnerven mit hemmenden und erregenden Fasern eine Rolle spielen konnte nicht entschieden werden. Es wäre natürlich denkbar, dass durch deren Zusammenspiel eine gute Koordination der einzelnen pulsierenden Teile der Arm-Schirmhaut mit dem peristaltischen visceralen Gebiet garantiert würde. Zur Abklärung dieses Sachverhaltes werden weitere Untersuchungen unternommen. Vorerst steht nur fest, dass die peripheren Gefässe der Cephalopoden, deren Wandung, nach eigenen histologischen Befunden aus einem Syncytium glatter Muskelfasern besteht, dem Einflussregulierender Nerven unterliegen.

Die Versuche 1, 2 und 3 zeigen, dass auch hier der Kombination von Temperatur und Dehnungsreiz die Hauptrolle für die Unterhaltung der automatischen Tätigkeit zukommt, dass aber im Falle der Cephalopoden noch die nervöse Kontrolle hinzutritt. Unabgeklärt ist zunächst noch die eigentliche Rolle welche die Innervation bei der Regulierung dieses peripheren Kreislaufs spielt. Es ist anzunehmen, dass das Fehlen der echten autochtonen Automatie auf den nervösen Einfluss zurückgeführt werden muss.

LITERATUR.

1. Frédéricq, L. *Physiologie du poulpe commun.* Arch. de Zool. expér., VII (1873).
2. Mislin, H. *Uber die Venenperistaltik der Chiroptera.* Rev. Suisse de Zool. 48, 21 (1941).
3. Mislin, H. *Das Präparat des Venensäckchens.* Helv. Physiol. Acta 5, C 2-C 4 (1947).
4. Mislin, H. *Zum Problem der Herzautomatie bei Helix pomatia.* Rev. Suisse de Zool. 51, 12 (1944).
5. Mislin, H. *Temperatur- und Druckabhängigkeit der isolierten, autonomtätigen Flughautvene (Chiroptera).* Helv. Physiol. Acta 5, C 18-C 19 (1947).
6. Mislin, H. Unveröffentlicht.

[1] Mit Unterstützung der Stiftung für biologisch-medizinische Stipendien.

N° 15. **Hans Burla,** Zürich. — Die Gattung *Drosophila* in der Schweiz. Mit 7 Textabbildungen.

Aus dem Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich. Ausgeführt mit Unterstützung der Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

Auf Anregung von Herrn Prof. E. Hadorn [1] wurde der Versuch unternommen, eine Bestandesaufnahme der schweizerischen *Drosophila*arten zu machen. Dies geschah nicht nur aus systematischem Interesse, sondern im Hinblick auf die wachsende Bedeutung, die *Drosophila* in den letzten Jahren als besonders günstiges Objekt der Evolutionsforschung gewonnen hat. Für Europa ist bis jetzt keine nach modernen Methoden ausgearbeitete Genus-Monographie wie auch keine, die quantitativen Verhältnisse wiedergebende Artenliste bekannt. Da sich unser Material auf ca. 40 000 wild gefangene Fliegen beläuft, die im ersten Fangsommer (1946) an 90, im zweiten Jahr (1947) an 70 Orten gesammelt wurden, glauben wir, dass die Bestandesaufnahme weitgehend zuverlässig ist. Von den neuentdeckten Arten können vorläufig nur drei, die in zureichender Individuenzahl gefangen wurden, beschrieben werden. Die Publikation der übrigen dürfte erst erfolgen, wenn durch erneute Fänge die Stückzahl erhöht werden kann.

Im Sommer 1946 wurden unter Mithilfe von Lehrern, Schülern und andern Interessierten periodisch Köderflaschen ausgesetzt, wodurch wir einen ersten Überblick über den Faunenbestand erhielten und beobachten konnten, wie sich die Zusammensetzung der Populationen im Ablauf des Sommers veränderte. Im folgenden Jahr sammelte ich selbst und verwendete eine von Patterson (1943) angegebene „Kübelmethode".

Artenliste.

Im Rahmen dieser Publikation soll als vorläufige Mitteilung die aus meinen Fängen resultierende Artenliste vorgelegt und kurz

[1] Ich möchte hier meinem Lehrer, Herrn Prof. E. Hadorn, für seine fördernde Hilfe sowie der Claraz-Schenkung, die durch erhebliche Beiträge die Arbeit ermöglichte, meinen herzlichen Dank aussprechen.

diskutiert werden. Weitere faunistische Angaben kommen später zur Veröffentlichung.

TAB. 1. — *Liste der in der Schweiz festgestellten* Drosophila-*Arten.*

1. *D. funebris* Fabr. 1787	*13. *D. limbata* v. Ros. 1840
2. *D. repleta* Wollast. 1858	14. *D. phalerata* Meig. 1830
*3. *D. hydei* Sturtevant 1921	15. *D. unimaculata* Strobl 1893
4. *D. busckii* Coqu. 1901	*16. *D. obscuroides* Pomini 1940
5. *D. melanogaster* Meigen 1830	*17. *D. bilineata* Pomini 1940
*6. *D. simulans* Sturtevant 1919	18. *D. tristis* Meig. 1830
*7. *D. immigrans* Sturtevant 1921	*19. *D. ambigua* Pomini 1940
*8. *D. testacea* v. Ros. 1840	20. *D. subobscura* Collin 1936
9. *D. transversa* Fall. 1823	*21. *D. alpina* n. sp.
*10. *D. histrio* Meig. 1830	*22. *D. helvetica* n. sp.
11. *D. littoralis* Meig. 1830	*23. *D. guyénoti* n. sp.
*12. *D. Kuntzei* Duda 1924	*24. *D. nitens*—Buzzati 1943
	*25. *D. fenestrarum* Fall. 1823

Die Arten mit * sind neu für die Schweiz.

Von den in Nord- und Mittelamerika gefundenen Arten kommen 9 auch in der Schweiz vor (Arten 1-9 der Liste). 1-7 sind domestizierte Arten und Kosmopoliten. *D. testacea* und *transversa* sind ebenfalls weit verbreitet, leben aber im Gegensatz zu den vorigen meist abseits der menschlichen Behausungen und sind deshalb, mindestens in unserem Gebiet, als Wildarten zu bezeichnen. *D. histrio* wurde in Europa und Japan nachgewiesen.

D. hydei und *simulans* wurden in Italien durch Prof. A. BUZZATI[1] und nordwärts der Alpen durch uns festgestellt. *D. simulans* kommt bei uns nur relativ selten vor. Sie ist eine wärmeliebende Form und kann sich nordwärts der Alpen an klimatisch bevorzugten Orten nur in schwachen Populationen, zusammen mit *melanogaster*, in der Nähe von Siedelungen halten. Ich fing *simulans* ausser im Tessin auch in Gonten (Appenzell), Wädenswil, Zollikofen, Belp, Aarburg und Visp.

D. hydei ist bei uns gut eingebürgert. Sie kommt auf Obstabfallhaufen zu Tausenden und zusammen mit *melanogaster* in jedem Obstladen vor.

Die folgenden 5 Arten (11.-15. der Liste) sind palaearktisch. Die nächsten 5 Arten (16.-20.) gehören der *obscura*-Gruppe an. Sie sind alle auch für Italien nachgewiesen. Es handelt sich um vorwiegend wildlebende Tiere.

[1] Persönliche Mitteilung.

Die letzten 3 Arten der Liste sollen anschliessend erstmals beschrieben werden.

Drosophila alpina n. sp.

♂. Arista mit Endgabel und oberseits 3-4, unterseits 2 Strahlen. Zweites Fühlerglied gelbbraun, drittes dunkelbraun, nicht viel länger als breit. Stirn vorn breiter als median lang, nach hinten breiter werdend, vorn gelb, hinten schwarzbraun. Zweite orb ca. 1/3 der ersten. Erste pm ca. 1/3 der vi. Palpen gelb, mit grosser apikaler und kürzerer präapikaler Borste. Carina bis zur Oberlippe reichend und vorstehend. Gesicht braun. Grösste Breite der Wangen ca. 1/4 des grössten Augendurchmessers. Verhältnis der beiden Augendurchmesser ca. 1,3.



Abb. 1.
Vorderbein von *D. alpina*, ♂: Geschlechtskämme auf dem ersten und zweiten Tarsenglied. Vergr. 133×.

Abb. 2.
Genitalbogen von *D. alpina*, ♂. Vergr. 174×.

Mesonotum dunkelbraun mit Grau- und Bronceschimmer, die Schultern und Quernaht- und Notopleuralbereich gelb. Thorakalpleuren gelbbraun, Beine gelb. 6 Reihen Akrostichalhaare. Scutellum braun. Apikale auf den zweiten Tibien, Präapikale auf allen drei Beinpaaren.

Auf dem ersten und zweiten Tarsenglied der Vorderbeine je ein langer, vielborstiger Geschlechtskamm (erster Kamm 14-16, zweiter Kamm 11-14 Borsten), der Tarsenlängsachse parallel inseriert (Abb. 1). Flügelfläche und Adern gelblich. Kräftige Costalborsten bis ca. 1/2 des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca.2 ,4, 4th-vein-Index ca. 2,3, 4c-Index ca. 1,2, 5x-Index ca. 1,6.

Vordere Abdominaltergite gelbbraun, hintere dunkler bis schwarzbraun. Genitalbogen ohne schwarze Clasperbedornung.

Körperlänge 2,5 mm., Flügellänge 2,7 mm.

♀. Wie Männchen, aber ohne Geschlechtskämme auf den Vordertarsen.

Type, Cotypen und Topotypen aus Fetan im Zoologischen Museum der Universität Zürich deponiert.

Vorkommen: D. alpina wurde mit einer einzigen Ausnahme (1 Tier aus Langental) ausschliesslich in höheren Lagen der Voralpen, der Alpen und des Jura gefunden (Tab. 2 und 3). Es handelt sich offenbar um eine montane Form.

TAB. 2. — *Die im Sommer 1946 gefangenen* D. alpina.

Fangstation	Höhe ü. M.	Anzahl Indiv.	Anzahl Fänge	In den Monaten
Le Solliat	1060	51	4	Juni bis Sept.
Zuoz	1710	3	1	August
Fetan	1700	33	2	Juni, Juli
St. Niklaus . . .	1130	1	1	Juni
Langental	480	1	1	August
Sils Maria . . .	1800	3	1	Juli
Rougemont . . .	1010	7	2	Juni, Sept.
Axalp.	1540	3	1	August

TAB. 3. — *Liste der im Sommer 1947 gefangenen* D. alpina.

Fangstation	Höhe ü. M.	Anzahl alpina	Anzahl gefangener Drosophila	alpina in % der Gesamtfangzahl
Davos	1570	37	179	20%
Fetan	1700	86	117	72%
Schuls	1240	3	254	1%
Zernez	1490	3	38	
La Punt	1740	1	54	
Sils Maria	1800	11	163	8%
Mulegns	1460	2	21	
Tiefencastel	890	1	136	1%
Obersee	991	14	76	20%
Vorauen	804	2	280	1%

Diskussion: Sämtliche Körpermerkmale sind genusgetreu. *D. alpina* gleicht in Form, Farbe, Grösse, Vorhandensein der beiden Geschlechtskämme und Hodenform den Arten der *obscura*-Gruppe und ist ihnen wahrscheinlich nah verwandt, hat aber, im Gegensatz zu ihnen, gelbe Schultern und Pleuren. Auffallend ist die Länge der Geschlechtskämme sowie das Fehlen der Clasperbedornung. *D. alpina* ist von jeder Art der *obscura*-Gruppe durch eine Reihe morphologischer Merkmale unterscheidbar.

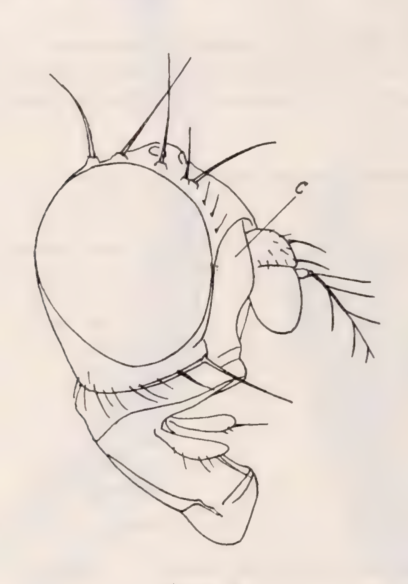


Abb. 3.
Kopf von *D. helvetica* mit der im untern Gesichtsteil zurückweichenden Carina (C). Rechte Antenne entfernt. Vergr. 165×.



Abb. 4.
Vorderbein von *D. helvetica*, ♂. Geschlechtskämme auf dem ersten und zweiten Tarsenglied. Vergr. 65×.

Drosophila helvetica n. sp.

♂. Arista mit Endgabel und oberseits 3, unterseits 2 Strahlen. Zweites Antennenglied gelbbraun, drittes dunkelbraun. Stirn vorn breiter als median lang, nach hinten breiter werdend, braun. Zweite orb 1/2 der dritten und etwas länger als 1/2 der ersten orb, ausserhalb und hinter dieser stehend. Erste pm klein, weniger als 1/4 der vi. Palpen gelbbraun mit präapikaler Borste. Carina in der untern Gesichtshälfte zurückweichend (Abb. 3). Gesicht braun. Wangen braun, ihre grösste Breite knapp

1/5 des grössten Augendurchmessers. Verhältnis der beiden Augendurchmesser 1,2.

Mesonotum dunkelbraun, Thoraxseiten heller, Beine gelbbraun. 6 Reihen Akrostichalhaare. Apikale an Mitteltibien, Präapikale an den Tibien aller drei Beinpaare. An den Vorderbeinen je 2 kleine, fast quer stehende Geschlechtskämme, aus 3-5 auf dem ersten und 2-3 Borsten auf dem zweiten Tarsenglied bestehend (Abb. 4). Flügelfläche farblos, Adern bräunlich. Kräftige Costalborsten bis ca. 2/5 des dritten Costalabschnitts. Costal-Index 2,2-2,8, 4th-vein-Index 2,1-2,3, 4c-Index 1,0-1,4, 5x-Index 1,7-2,2.

Abdominaltergite braun.

Körperlänge 2,0 mm, Flügellänge 2,7 mm.

♀. Wie Männchen, aber ohne Geschlechtskämme auf den Vordertarsen. Vaginalplatten braun gesäumt, wenig auffallend bedornt (Abb. 5). Type und Cotypen aus Vitznau im Zoologischen Museum der Universität Zürich deponiert. Vorkommen: Häufig in der ganzen Schweiz, in Wäldern und vor allem in Waldrändern. *D. helvetica* wurde auch in Deutschland gefangen und als unbestimmbare Art an Prof. A. Buzzati nach Pallanza geschickt.



Abb. 5.
Vaginalplatte von *D. helvetica*.
Vergr. 295×.

Diskussion: Alle Körpermerkmale ausser der relativ beträchtlichen Länge der zweiten orb sprechen für die Zugehörigkeit der Art zum Genus *Drosophila*. Es geht nicht an, wegen dieser einzigen Abweichung eine neue Gattung zu schaffen. Charakteristisch für *helvetica* sind Form der Carina und der Geschlechtskämme sowie bei den Weibchen die braungesäumten Vaginalplatten.

Drosophila guyénoti n. sp.

♂. Arista mit Endgabel und oberseits 3, unterseits 2 Strahlen. Zweites Antennenglied gelbbraun, drittes schwarzbraun. Stirn braun, breiter als lang, Stirnränder nach hinten fast parallel verlaufend. Ozellendreieck dunkler, unscharf begrenzt. Orbiten braun, heller als Stirn, vorn von den Augenrändern abweichend. Zweite orb 1/2 der ersten und ausserhalb dieser stehend. Erste pm 1/2 der vi, die folgenden pm kürzer werdend. Palpen gelbbraun. Carina bis zur Oberlippe reichend, braun, unten knollenförmig erweitert. Gesicht gelb. Wangen gelblich, ihre grösste Breite 1/7 des grössten Augendurchmessers. Augen dunkelrot, Verhältnis der beiden Augendurchmesser 1,4.

Mesonotum und Scutellum braun, matt. Pleuren und Beine braun. 6-8 Reihen Akrostichalhaare. Zwei kleine prscut, deutlich länger als die folgenden ac. Mi. Vordere scut divergierend. Apikale auf den Tibien

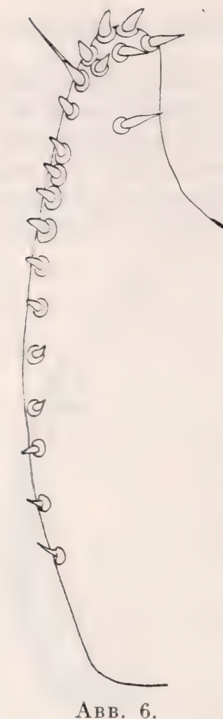


ABB. 6.
Vaginalplatte von *D. guyénoti*. Vergr. 295×.

der 1. und 2. Beinpaare, Präapikale auf allen drei Beinpaaren. Flügel gelblich, Adern braun. Kräftige Costalborsten bis ca. 2/5 des dritten Costalabschnitts. Costal-Index ca. 2,4, 4th-vein-Index ca. 2,1, 4c-Index ca. 1,2, 5x-Index ca. 1,7.

Abdominaltergite dunkelbraun, matt.

Körperlänge 2,4 mm, Flügellänge 2,1 mm.

♀. Wie die Männchen. Vaginalplatten siehe Abb. 6.

Vorkommen: Ganze Schweiz, in Wäldern, Waldrändern und vereinzelt in Gärten. Ziemlich selten.

Type und Cotypen aus Therwil im Zoologischen Museum der Universität Zürich deponiert.

Diskussion: Sämtliche Merkmale sind genusgetreu ausgebildet. Die Art gleicht der von Buzzati (1943-44) beschriebenen *D. nitens* in Bezug auf die Form der Carina, der Vaginalplatten, in der Morphologie der innern Geschlechtsorgane, im Vorhandensein von prscut wie auch im Chromosomenbild der Metaphasenplatten aus larvalen Gehirnganglien. Die beiden Arten unterscheiden sich hingegen in folgendem:

nitens Buzzati 1943	*guyénoti* n. sp.
Stirn schmal	breit
Ozellendreieck scharf begrenzt, schwarz	unscharf begrenzt, dunkelbraun
Orbiten nicht von den Augen abweichend	vorn abweichend
Orbiten schwarz	braun wie Stirn oder heller
2. orb nicht ausserhalb der 1. stehend	ausserhalb
2. orb 1/3 der ersten	1/2
Postvertikale nicht gekreuzt	gekreuzt
Carina rel. klein	rel. gross
alle pm gleichlang	nach hinten kleiner werdend
Tiere glänzend, schwarzbraun	braun, matt
Zahl der Eifilamente variiert von 4-8	auf 4 fixiert

Die Art lässt sich nach dem für *melanogaster* üblichen Verfahren züchten. Eindeutige Ergebnisse von Kreuzungsversuchen mit *nitens* stehen noch aus.

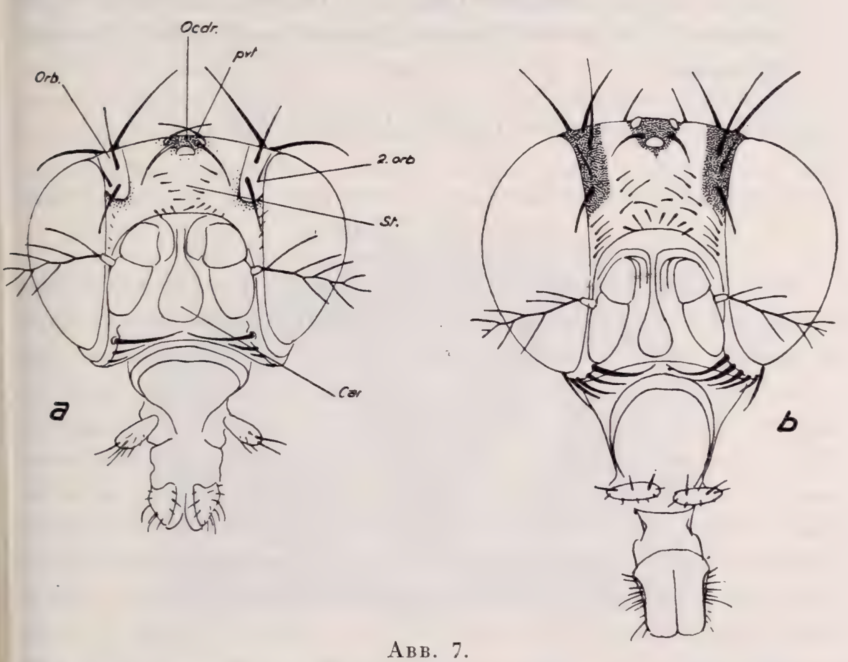


ABB. 7.

Kopf von *D. guyénoti* (a) und *D. nitens* (b): Carina (Car.), Ozellendreieck (Ocdr.), Orbiten (Orb.), zweite Orbitalborste (2. orb), Postvertikalborste (pvt), Stirn (St.), Vergr. 52×.

LITERATURVERZEICHNIS

1943. BUZZATI-TRAVERSO, A. *Morphologia, Citologia e Biologia di due nuove specie di Drosophila.* Ist. Lomb. Sci. Lett. — Rendic. Scienze, Vol. 77.

1935. DUDA, O. *Drosophilidae.* In E. Lindner, *Die Fliegen der palaearkt. Region*, 58 g.

1938. KIKKAWA, H., PENG, F. T. *Drosophila species of Japan and Adjacent Localities.* Jap. J. of Zool., Vol. 7.

1943. PATTERSON, J. T. *The Drosophilidae of the Southwest.* Univ. Texas Publ. III.

1940. POMINI, F. P. *Contributi alla conoscenza delle Drosophila europee.* Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna, Vol. 12.

No 16. **F. E. Lehmann und G. Andres,** Bern. — Chemisch induzierte Kernabnormitäten. Mit 2 Textabbildungen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.

I. *Regelmässigkeiten in der Lage, Vermehrung und Grösse normaler embryonaler Zellkerne.*

Meist zeigen die embryonalen Zellkerne der Tiere in den Blastomeren und in den Blastemzellen eine auffallend regelmässige Lage, sei es dass sie in bestimmten Zellen stets zentral, in anderen aber stets exzentrisch liegen. Auch die Grösse embryonaler Zellkerne zeigt für die genauer untersuchten Beispiele ein sehr regelmässiges Bild. So haben Schönmann [1] und Stauffer [1] für Amphibienkeime gezeigt, dass die Kerngrösse diploider Keime einen charakteristischen phasenspezifischen Verlauf nimmt. Ferner wird die Kerngrösse, wenigstens in einer bestimmten Phase und in vergleichbaren Keimbereichen, durch die Chromosomenzahl bestimmt, wie aus zahlreichen Untersuchungen hervorgeht. Somit scheinen Lage, Vermehrung und Grösse der embryonalen Zellkerne ziemlich genau festgelegt zu sein. Experimentell induzierte Kernabnormitäten verdienen besonderes Interesse, weil sie Hinweise auf die Faktoren geben, die normalerweise für Lage, Grösse und Vermehrung der Kerne massgebend sind. In dieser Mitteilung werden verschiedene Typen chemisch induzierter Abnormitäten mitgeteilt, ohne dass der Anspruch erhoben werden kann, hier abgeschlossene Resultate vorzulegen.

II. *Exzentrische Lage der Blastemkerne von Tritonembryonen nach Phenolbehandlung* (Abb. 1).

Tritonkeime zeigen bei Dauerbehandlung mit Phenollösungen von 1 : 3 250 zwischen dem Neurula- und dem Schwanzknospenstadium eine auffällige Lageverschiebung der Zellkerne im Neuralrohr, der Chorda und den Somiten. Normalerweise liegen die Kerne angenähert zentral in ihren Zellen. Bei den behandelten Keimen

[1] S. Lehmann 1945.

dagegen rücken sie alle aufallend nahe an den Rand ihres Blastems, der an das etwas geblähte Blastocoel angrenzt, während die entgegengesetzte Zone sehr kernarm erscheint. Beim Beginn der histologischen Differenzierung verschwindet diese Anordnung und nähert sich wieder dem normalen Typus, wobei eine auffallend grosse Zahl von Zellen degeneriert. Die verbliebenen Zellen bilden histologisch normalstrukturierte Organe, die aber oft sehr zellarm sind. Die ausgestossenen Zellen verfallen der Auflösung und sind



ABB. 1.
Exzentrische Lage der Blastemkerne bei einem Tritonembryo nach Phenolbehandlung. Keim hydropisch.

schon nach einigen Tagen verschwunden. Wie weit das später erfolgende Zellsterben mit der anfänglich abnormen Kernstellung zusammenhängt, kann nicht entschieden werden. Auf alle Fälle geht aus unseren Beobachtungen hervor, dass es möglich ist, mit chemischen Mitteln eine Veränderung in der Anordnung embryonaler Blastemkerne mit chemischen Mitteln zu erzwingen. Aus der Literatur sind uns bis jetzt keine weiteren analogen Beispiele bekannt geworden.

III. *Erzeugung von Polyploidie durch Acenaphthenchinon.*

Es wurden Blastulae von Triton alpestris in Lösungen von A. : 100 000 eingebracht und darin gezüchtet. Keime, die auf dem Stadium der Neurula oder der Schwanzknospe fixiert worden waren, zeigen neben Kernen von normaler Grösse (ca. 10-15 μ Durchmesser),

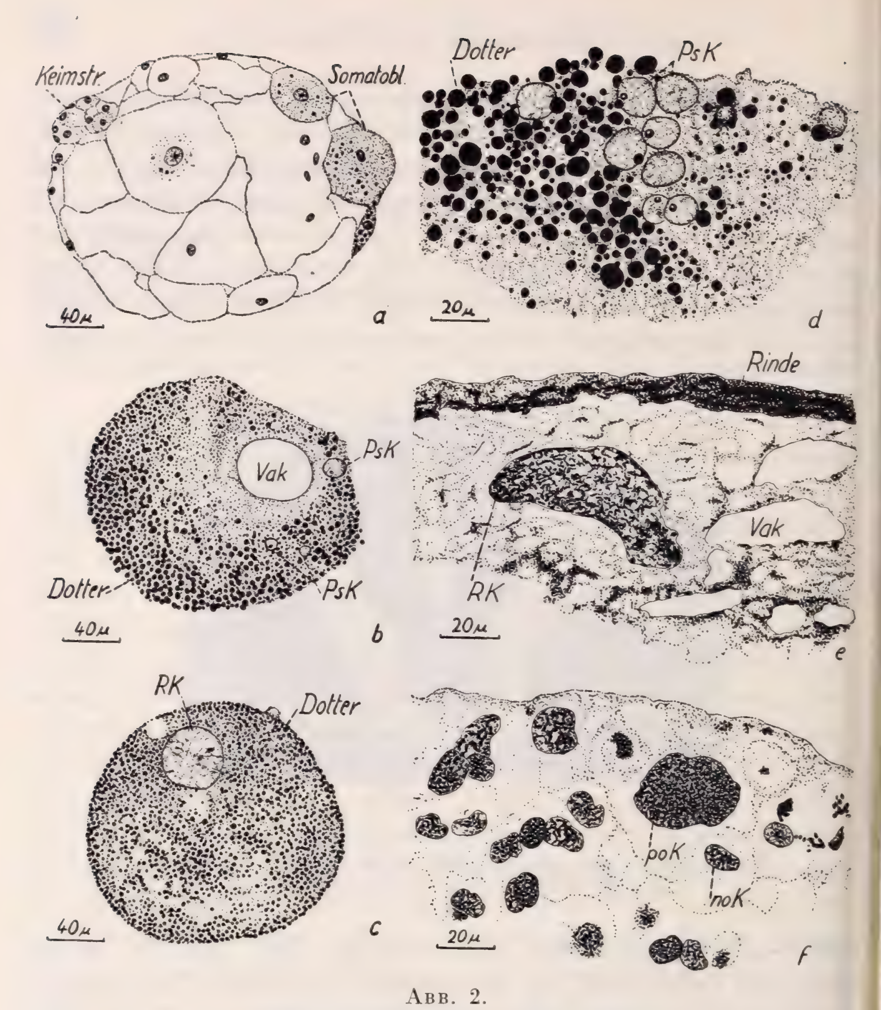


Abb. 2.

Chemisch induzierte Kernabnormitäten.

a) Tubifex, Normalkeim, 3 Tage alt. Zahlreiche Zellen und Kerne von wechselnder Grösse (maximal 13 μ).

b) Tubifex, blockierter Einzeller mit grosser Vakuole (Vak) und Pseudokernen (PsK). Dauerbehandlung mit Podophyllin, 1: 300 000, 6 Tage nach Versuchsbeginn.

c) Tubifex, blockierter Einzeller mit Riesenkern (ca 40 μ) (RK). Kurzbehandlung (3 St.) mit Acenaphthenchinon 1: 50 000, 3 Tage nach Versuchsbeginn.

d) Tubifex, blockierter Einzeller, Keimausschnitt mit 8 Pseudokernen. Dauerbehandlung mit Benzanthracenchinon 1: 2 Millionen, 5 Tage nach Versuchsbeginn.

e) Bufo, Zellteilung blockiert, Keim mit Vakuolen und atypischen (feulgenpositiven) Riesenkernen (70 μ). Dauerbehandlung mit Acenaphthenchinon 1: 100 000, 6 Tage nach Versuchsbeginn.

f) Triton, alte, in Entwicklung verlangsamte Neurula mit normalen (noK und polyploiden (poK) Kernen (40 μ). Dauerbehandlung mit Acenaphthenchinon 1: 100 000 vom Stadium der Blastula an. 3 Tage nach Versuchsbeginn.

Riesenkerne von 20-40 μ. Der Vergleich der normalen Mitosen mit denjenigen der Riesenkerne zeigt deutlich, dass es sich hier um polyploide Zellen handelt (Abb. 2 f).

Während nach Colchicinbehandlung bei Amphibienkeimen nur ausnahmsweise polyploide Zellen zu finden sind, erscheinen sie in der A.-behandlung in grösserer Zahl. Doch scheint auch die A.-wirkung nicht frei zu sein von zytoklastischen Effekten, denn es treten neben vitalen Kernen auch pyknotische Kerne sowie Kerntrümmer auf. Jedenfalls machen schon diese vorläufigen Befunde deutlich, dass A. in seiner polyploidisierenden Wirkung dem Colchicin beim Amphibienkeim deutlich überlegen ist. Es sei zugefügt, dass Töndury [1] nach Stilboestrol bei Tritoneiern Unterdrückung der Furchung und damit im Zusammenhang polyploide Riesenkerne erhalten hat. Dagegen scheint er bei Keimen, die sich zu Embryonen entwickelten, keine polyploiden Kerne gefunden zu haben.

IV. *Pseudokerne bei Keimen von Tubifex und Amphibien.*

Für Tubifex wurde zum ersten Male von Lehmann und Woker [1] (1940) festgestellt, dass embryonale Zellkerne völlig verschwinden und dass später, nach 1-2 Tagen, neue kernähnliche Gebilde wiedererscheinen können, die Pseudokerne. Sie haben sich einwandfrei als feulgenpositiv erwiesen.

Normalerweise besteht eine klare strukturelle Kontinuität der Zellkerne, die während der Mitose durch die Chromosomen aufrecht erhalten wird. Diese ist bei den Pseudokernen während einer Latenzperiode von ca 24-48 Stunden, während der keine chromatischen Gebilde zu finden sind, durchbrochen. Zunächst erscheinen nur wenige Pseudokerne, nach 3-4 Tagen kann sich ihre Zahl auf ca. 20-50 erhöhen (Abb. 2 a, b, d).

Nicht alle antimitotischen Substanzen induzieren Pseudokerne. So wurden bisher nach Behandlung mit Phenanthrenchinon keine Pseudokerne gefunden. Reichlich Pseudokerne treten dagegen auf nach Behandlung mit Colchicin, Podophyllin oder Benzanthracenchinon. Sie häufen sich am animalen Pol an, während der vegetative Pol meistens keine enthält. Die Grösse der Pseudokerne ist wechselnd und schwankt zwischen dem Volumen normaler und mehrfach polyploider Kerne. Auffallender Weise fanden sich nie

---

[1] S. Lehmann 1945.

irgend welche Spindelfiguren oder andere Andeutungen mitotischer Teilungen. So muss wohl die Entstehung der ersten Pseudokerne und ihre weitere Vermehrung als ungeklärt bezeichnet werden. Immerhin ist an das Vorliegen amitotischer Teilungen zu denken (Abb. 2 c).

Auch bei Eiern von *Bufo*, die sofort in Lösungen von Acenaphthenchinon 1: 100 000 eingebracht worden waren und sich nicht gefurcht hatten, traten nach einigen Tagen sehr unregelmässige Gebilde von kernartiger Struktur auf, die deutlich feulgenpositiv sind. Teilungsspindeln konnten keine gefunden werden. Auch diese Pseudokerne von sehr unregelmässiger Form und Grösse könnten möglicherweise wachsen und sich vermehren, ohne dass mitotische Teilungsvorgänge erfolgen.

Die Hinweise häufen sich, dass Vermehrung der Kernstrukturen ohne Auftreten von echten Mitosen erfolgen kann. Es sind zu erwähnen die zahlreichen Vorgänge endomitotischer Vermehrung der Chromosomenzahl, ferner das rhythmische Kernwachstum (Jakobj, Hintzsche) verbunden mit einer Vergrösserung der chromatischen Elemente ohne Vermehrung ihrer Zahl und schliesslich amitotische Kernteilungsvorgänge. Trotzdem der einwandfreie Nachweis amitotischer Zellvermehrung in Geweben bisher noch kaum einwandfrei gelungen ist, gibt es Fälle, in denen viele Indizien für amitotische Zellbildung sprechen. So bei den Epitheliomen, die am Schnittrand amputierter Kaulquappenschwänze noch bei solchen Colchicinkonzentrationen auswachsen, die die mitotische Zellvermehrung blockieren (Bernhard, 1948), ferner Kernwachstum und Kernvermehrung in embryonalen Blastemen von *Carausius*, die in adulten Wirten ohne Corpora allata gezüchtet werden (Pflugfelder, 1948).

Den genannten Fällen scheint gemeinsam zu sein ein Funktionszustand der beteiligten Zellen oder Blasteme, der Kernwachstum und schliesslich Kernvermehrung erzwingt, trotzdem die mitotische Vermehrung durch verschiedenartige Faktoren verhindert wird. Es muss also besondere Faktoren geben, die Kernwachstum bewirken. Davon sind relativ unabhängig andere Faktoren, die für eine mitotische, oder solche, die für eine amitotische Teilung des vergrösserten Kerns verantwortlich sind. Für die weitere Analyse dieser Faktoren dürften die Befunde an chemisch erzeugten Kernabnormitäten gute Dienste leisten.

LITERATUR.

1947. BERNHARD, W. *Regenerationshemmung und Auslösung epithelialer Wucherungen durch Colchicin am Schwanz von Rana-Larven.* Rev. Suisse Zool. *54*: 713.

1945. FANKHAUSER, G. *The effects of changes in Chromosome number on amphibian development.* Quart Rev. Biology *20*: 20.

1945. HINTZSCHE, E. *Statistische Probleme aus der Kerngrössenforschung.* Exper. *1*: 103.

1945. LEHMANN, F. E. *Einführung in die physiologische Embryologie.* Birkhäuser. Basel.

1947. —— *Chemische Beeinflussung der Zellteilung.* Exper. *3*: 223.

1947. PFLUGFELDER, O. *Geschwulstartige Wucherungen embryonaler Transplantate in Carausius morosus, nach experimenteller Störung des Hormonhaushalts.* Biol. Zbl. *66*: 372.

No 17. **E. Kupka.** — Chromosomale Verschiedenheiten bei schweizerischen Coregonen (Felchen).[1] Mit 9 Textabbildungen.

Aus dem Zoolog. vergl.-anat. Institut der Universität Zürich.

Nach der so eingehenden Erforschung der chromosomalen Verhältnisse skandinavischer Salmoniden durch SVÄRDSON (1945) waren 2 Tatsachen zu Tage getreten, die ein weiteres Studium von Vertretern dieser Gruppe interessant und aussichtsreich erscheinen liess. Einerseits war gezeigt worden, dass trotz hoher Chromosomenzahl durch geeignete Methodik die zytologische Analyse recht weit getrieben werden kann und anderseits erinnern die von ihm wiedergegebenen Chromosomensätze stark an polyploide Verhältnisse.

Da überdies die systematische Bearbeitung der Coregonen durch die grosse Anzahl verschiedener Formen, von denen man derzeit nicht weiss, ob es sich um oekologische Rassen oder um getrennte Arten handle, kaum zu sicheren Erkenntnissen gelangen konnte, erschien es als sehr wünscheswert nachzusehen, in wie weit funda-

[1] Ich möchte schon an dieser Stelle Herrn Prof. HADORN für die Anregung zu dieser Studie und insbesondere Prof. STEINMANN für seine freundliche Unterstützung sowie wertvolle Ratschläge herzlichst danken.

mentale chromosomale Verschiedenheiten zwischen den verschiedenen Formen vorliegen.

Es wurden zu dieser vorläufigen Studie zwei Coregonen aus dem Zürichsee, der Sandfelchen *(Coregonus schinzii duplex Fat.)* und das Albeli *(C. asperi maraenoides Fat.)* und zwei Formen aus dem

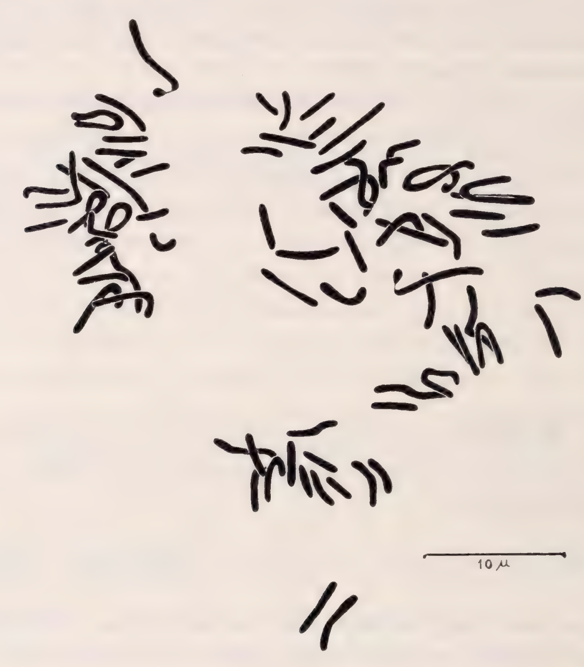


ABB. 1.
Coregonus schinzii duplex Fat. (Sandfelchen) aus dem Zürichsee, Metaphaseplatte aus den ersten Furchungszellen. KES-Quetschpräparat.

Vierwaldstättersee, der Blaufelchen *(C. wartmanni coeruleus Fat.)* und das Weissfischchen *(C. exiguus albellus Fat.)* herangezogen. Bei diesen 4 Formen wurden die Chromosomenverhältnisse an den ersten Furchungskernen (3-4 Tage nach der Befruchtung) nach der bekannten Carmin-Eisessig-Quetschpräparatmethode studiert.

Die Analyse der Sandfelchen ergab die Zahl von etwa 72 Chromosomen (Abb. 1), die nach Form und Grösse geordnet, stark den Eindruck erwecken, als würden Vierer-Gruppen vorliegen (Abb. 2). Eine Ausnahme bilden lediglich die beiden grossen SAT-Chromosomen, denen 2 ungefähr gleich grosse Chromosomen ohne

feststellbare Satelliten entsprechen und die beiden besonders langen verschlungenen Chromosomen, denen anscheinend etwas kürzere aber ebenfall besonders stark gewundene Chromosomen entsprechen müssen.

Wohl hatten sowohl Svärdson (1945) als auch Prokofiewa (1934) bei Coregonen 80 Chromosomen feststellen können, dem gegenüber finden wir aber in den Arbeiten der älteren Literatur

10 μ

Abb. 2.

Chromosomen aus der in Abb. 1 dargestellten Aequatorialplatte einzeln herausgezeichnet und ungef. nach Form und Grösse geordnet (ca. 72 Chromosomen).

Schwarz (1887), Behrens (1898), Opperman (1913) und Mrsic (1923) für die Salmoniden 12 bzw. Vielfache davon, als Chromosomenzahlen angegeben. Wie weit für unser Sandfelchen die Zahl 72, die sich gut in die 12er-Reihe einpassen würde, als endgültig betrachtet werden kann, könnte erst auf Grund eines grösseren Untersuchungsmaterials gesagt werden. Für die vorliegende Diskussion genügt aber bereits vollkommen die Feststellung, dass über 70 Chromosomen anzutreffen sind.

Es war nun sehr reizvoll, feststellen zu können, dass beim Albeli ganz andere Verhältnisse vorliegen. Eine Analyse der Metaphase-

platten (Abb. 3) führte zur Auffindung von nur etwa 36 Chromosomen; wobei es hier offenbar nicht gelingt, Vierer-Gruppen, wie wir sie beim Sandfelchen fanden, zusammen zustellen (Abb. 4). Die auffallende Verschiedenheit in der Dicke der Chromosomen, zeigte sich auch später an Schnitten eben geschlüpfter Tiere. Wenngleich in diesen Präparaten eine sichere Zählung nicht mehr möglich ist, erkennt man doch deutlich, dass in der Chromosomenzahl ganz beträchtliche Unterschiede vorliegen. Hervorzuheben ist, dass sich die Sandfelcheneier auch in ihrer Grösse bedeutend von denen der Albeli unterscheiden und dass eine Auszählung der Eier in 0,1 Liter zeigte, dass ca. 6000 Sandfelchen-Eiern etwa 10 000 Albeli-Eier entsprechen. Wenn wir berücksichtigen, dass bei der Abnahme von Laich immer auch einige Eier der anderen Sorte mit eingesammelt werden, so können wir wohl annehmen, dass sich das Eivolumen der beiden Formen tatsächlich wie 1: 2 verhält, also der Chromosomenzahl relativ weitgehend entspricht. Vergleichende Organgrössen-Messung an frisch geschlüpften Tieren der beiden Arten, die an den Augenlinsen ausgeführt wurden, zeigten ein Volumverhältnis von 1: 2,04, woraus erhellt, dass die auch bei grober makroskopischer Betrachtung schon augenfällige Grössendifferenz zwischen den frisch geschlüpften Tieren auch wirklich einem Volumunterschied, der dem des frisch gelegten Eies, sowie der chromosomalen Differenz vollkommen entspricht.

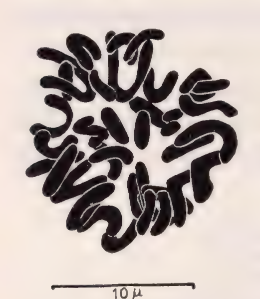


Abb. 3.

Coregonus asperi maraenoides Fat. (Albeli) aus dem Zürichsee, Metaphase platte aus den ersten Furchungszellen. KES.-Quetschpräparat.

10 μ

Abb. 4.

Chromosomen aus der in Abb. 3 dargestellten Platte, einzeln heraugsgezeichnet und ungef. nach Form und Grösse geordnet (ca. 36 Chromosomen).

Der Vergleich der Zell- und Kerngrössen zwischen gleichalterigen Tieren zeigte keine Unterschiede; wohl liess sich aber zeigen, dass die Zellzahl sich entsprechend den Volumina verhält, d. h. dass

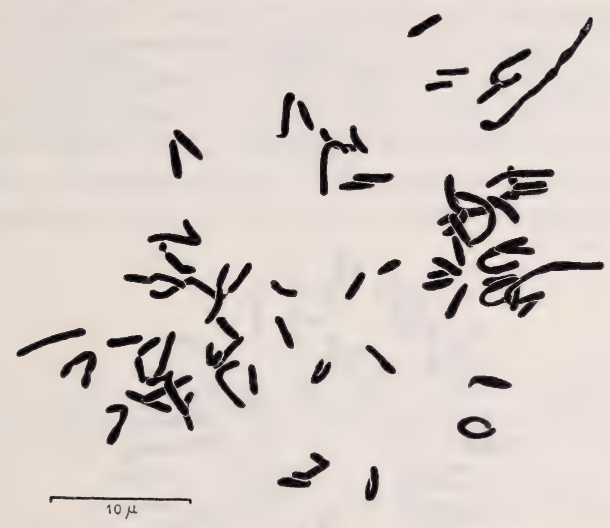


Abb. 5.

Coregonus wartmanni coeruleus Fat. (Blaufelchen) aus dem Vierwaldstättersee, Metaphaseplatte aus den ersten Furchungszellen. KES-Quetschpräparat.

Abb. 6.

Chromosomen aus der in Abb. 5 dargestellten Platte, einzeln herausgezeichnet und ungef. nach Form und Grösse geordnet (ca. 72 Chromosomen).

die Organe bei der kleineren Form aus weniger, aber gleich grossen Zellen aufgebaut sind.

Wenden wir uns nun den beiden untersuchten Formen aus dem Vierwaldstättersee zu, so finden wir beim Blaufelchen wieder ca 72 Chromosomen (Abb. 5), deren Zusammenstellung ähnliche Vierer-Gruppen möglich macht (Abb. 6), wie wir sie beim Sandfelchen (Abb. 2) bereits kennengelernt haben. Als besonderer Unterschied gegenüber den Sandfelchen, fällt wohl die geringere Grösse der hier vorkommenden SAT-Chromosomen auf. Eine Analyse des Weissfischchens wurde nur soweit durchgeführt, als



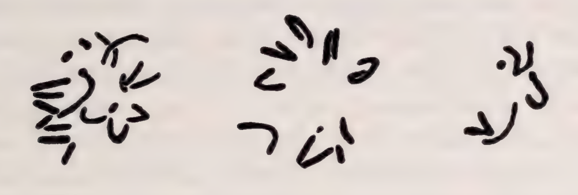
Abb. 7.

Coregonus exiguus albellus Fat. (Weissfischchen) aus dem Vierwaldstättersee, Metaphaseplatte aus den ersten Furchungszellen. Platte konnte nicht vollständig aufgelöst werden (mindestens 70 Chromosomen). KES-Quetschpräparat.

es notwendig erschien um aufzuzeigen, dass wir auch bei dieser Form eine diploide Chromosomenzahl von ca 70 antreffen (Abb. 7).

Es wurden an Ort und Stelle sowohl Blaufelchen mit Blaufelchen als auch Weissfischchen untereinander gekreuzt. Beide intraspezifischen Kreuzungen waren voll fertil (Abb. 5 und 7). Gleichzeitig wurden mit dem gleichen Material Bastardbefruchtungen versucht. Bei der Kreuzung Weissfischchen ♀ × Blaufelchen ♂ entwickelte sich von den ca 2 000 Eiern keines weiter. Die Reziprok-Kreuzung Blaufelchen ♀ × Weissfischchen ♂ (auch ca 2000 Eier) blieb ebenfalls steril. Die Untersuchung einer Reihe Quetschpräparate zeigte in beiden Fällen schlecht gefärbte Kerne, die offenbar

weitgehend degeneriert und zum grössten Teil wohl bereits vor der Fixierung abgestorben waren. Lediglich ein Ei aus der Kreuzung Blaufelchen ♀ × Weissfischchen ♂ entwickelte sich in den angesetz-



10 μ

Abb. 8.

Bastard C. wartmanni coeruleus ♀ x C. exiguus albellus ♂. Metaphaseplatte aus dem einzigen erhaltenen Embryo. Die 3 Bilder entsprechen 3 verschiedenen Höhenlagen. (36 ± 1 Chromosomen). Aus 2 aufeinanderfolgenden Schnitten herausgezeichnet, fix. mit Bouin, gef. mit Gallaminblau.

ten Kulturen weiter und wurde auf einem späteren Stadium der Embryonal-Entwicklung fixiert.

Die zytologische Analyse dieses Bastardes liess erkennen, dass die Kerne lediglich ca 36 ± 1 Chromosomen enthielten (Abb. 8),

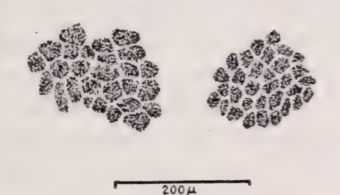


Abb. 9.

Links Pigmentzellen aus dem Auge eines Embryos von C. wartmanni coeruleus, rechts entsprechende Augenpigmentzellen des gleichaltrigen Bastardes C. wartmanni coeruleus x C. exiguus albellus. Die Grössenunterschiede entsprechen nahezu einem Volumverhältniss von 2: 1. Beide fix. mit Bouin, gef. mit Gallaminblau.

also nur n-Chromosomen in bezug auf die beiden Ausgangsformen mit diploid ± 72 Chromosomen (Abb. 5 und 7). Der Vergleich mit normalen Blaufelchen-Embryonen, die zu gleicher Zeit befruchtet und fixiert worden waren, ihre Entwicklung unter den gleichen Temperatur- und Wasserverhältnissen wie der Bastard durchgemacht hatten, zeigte, dass bei gleicher Organgrösse, die Volumina

der Bastardzellen nur halb so gross waren als die der Kontrollen (Abb. 9).

Unser haploider Embryo, hat also entsprechend der Kernplasmarelation kleinere Zellen, bzw. auch kleinere Kerne. Die Organe sind bei gleicher Grösse beim habploiden Bastard aus entsprechend mehr Zellen aufgebaut. Wir können seine Entstehung vorläufig nicht abschliessend deuten. Er kann entweder aus einem reduzierten parthenogenetisch sich entwickelnden Ei als falscher Bastard, d. h. ohne Beteiligung des Spermakernes entstanden sein, oder es könnte sich auch um ein bastardmerogonisches System mit Blaufelchenplasma und Weissfischchenspermakern handeln.

Aus den vorliegenden Befunden können wir wohl schliessen, dass es durch Chromosomenanalyse einerseits, wie bei dem Vergleich vom Sandfelchen und Albeli, und anderseits da wo sich keine sicheren Satzunterschiede zeigen durch Bastardierungsversuche (Blaufelchen und Weissfischchen) möglich ist, einzelne Formen der bei uns vorkommenden Coregonen als selbstständige Genotypen festzulegen.

Die bei dieser vorläufigen Studie erhobenen Befunde zeitigten aber noch eine weitere interessante Feststellung. Während bei dem haploiden Bastardembryo die Zell- und Kernvolumina entsprechend der Chromosomenzahl nur halb so gross waren als bei der diploiden Kontrolle, unterschieden sich die Albeli mit diploid ca 36 Chromosomen nur in der Organgrösse (Gesamtgrösse) von den Sandfelchen (diploid ca 72 Chromosomen) und bei gleichen Kern- und Zellvolumina in der Zellzahl. Wir ersehen daraus, dass bei einem natürlichen Dauersystem, wie es wohl diese beiden Arten darstellen, die physiologisch typische Zell- und Kerngrösse auch bei verschiedener Chromosomenzahl vorhanden sein kann, dass wir es hier mit einem physiologisch gut ausbalancierten System zu tun haben. Auch dieser Befund liesse weitere Untersuchungen als wünschenswert erscheinen.

Zusammenfassung.

Es wird an Hand von 2 Coregonen des Zürichsees gezeigt, dass eine Artabgrenzung auf Grund verschiedener Chromosomenzahlen (*Coregonus schinzii duplex* Fat. 2n ca 72 und *Coregonus asperi maraenoides* Fat. 2n ca 36 Chromosomen) hier möglich ist.

Bei den Blaufelchen (*Coregonus wartmanni coeruleus* Fat.) und dem Weissfischchen (*Coregonus exiguus albellus* Fat.) des Vierwaldstättersees finden sich annähernd gleichzahlige Chromosomensätze (Blaufelchen 2n ca 72 und Weissfischchen 2n ± 70 Chromosomen), doch kann aus dem Misslingen der Bastardierungsversuche auf eine wirksame reproduktive Isolation der beiden Formen geschlossen werden.

Ein haploider Embryo wurde aus der Kreuzung Blaufelchen ♀ × Weissfischchen ♂ erhalten. Dieser Befund wurde auf Grund der Chromosomenzahl 36 ± 1 erhoben und durch entsprechend verringerte Kern- und Zellgrösse erhärtet.

LITERATUR.

1898. Behrens, C. *Reifung und Befruchtung des Forelleneies.* Anat. Hefte 10.

1934. Geitler, L. *Grundriss der Cytologie.* Berlin, Bornträger.

1942. —— *Schnellmethoden der Kern-u. Chromosomenuntersuchung.* 2. Aufl. Berlin-Zehlendorf, Bornträger.

1923. Mrsic, W. *Die Spätbefruchtung und deren Einfluss auf Entwicklung und Geschlechtsbildung experimentell nachgeprüft an der Regenbogenforelle.* Arch. f. mikr. Anat. 98.

1913. Opperman, K. *Die Entwicklung von Forelleneiern nach Befruchtung mit radiumbestrahlten Samenfäden.* Arch. f. mikr. Anat. 83

1934*a)* Prokofiewa, A. *On the chromosome morphology of certain pisces.* Cytologica 5.

1934*b)* —— *Investigation on the chromosome morphology of some Pisces and Amphibia.* C. R. Acad. Sc. URSS. *1934*, I.

1944. Schrader, F. *Mitosis.* Columbia Univ. Press. New York.

1887. Schwarz, E. *Ueber embryonale Zellteilung.* Mitt. a. d. embryolog. Inst. Wien. Bd. II.

1931. Sharp, L. und R. Jaretzky. *Einführung in die Zytologie.* Berlin, Bornträger.

1945. Svärdson, G. *Chromosome studies on Salmonidae.* Medd. St. undersökn.-o. försöksanst. f. sötvattenfisket, Nr. 23.

1928. Wilson, E. B. *The cell in development and heredity.* 3. Aufl. New York, Macmillan.

N° 18. **R. Matthey,** Lausanne. — Tétrades sans chiasmas dans la spermatogénèse d'*Apteromantis bolivari* Wern. (*Orthoptera*-Mantides).

L'existence de mécanismes associatifs autres que les chiasmas a été mis en évidence par White (1938) et Hughes-Schrader (1943) chez les Mantides, par Matthey (1945) chez la Blatte *Pycnoscelus surinamensis* L. Bien entendu, il ne s'agit ici que des cas relevés chez les Orthoptères et qui viennent s'ajouter à d'autres exemples actuellement connus dans d'autres groupes.

S. Hughes-Schrader et White ont étudié une vingtaine d'espèces de Mantides, une étude comparée étant nécessaire en raison des différences qui existent entre les diverses espèces. L'un des stades les plus significatifs est celui qui succède à la pachyténie et remplace les phases diplotène et diacinétique habituels: les bivalents pachytènes s'orientent par rapport aux centrosomes vers lesquels ils dirigent leurs télomères. Avant la disparition de la membrane nucléaire, mais alors que les centrosomes sont déjà à 180° l'un de l'autre, les bivalents sont alors, ou bien étirés parallèlement à l'axe de la cellule, avec leurs centromères dans le futur plan équatorial, ou bien recourbés en fer à cheval, leurs deux extrémités orientées vers un même centre cellulaire.

Chez *Apteromantis*, ce ne sont pas les télomères, mais les centromères qui, au même stade s'orientent vers les centrosomes: le bivalent en **V** est donc replié avec son apex tourné vers les asters: il se forme ainsi deux constellations comptant chacune un nombre variable de tétrades. Lors de la mise au fuseau, les centromères homologues s'écartent fortement ce qui entraîne l'allongement des tétrades selon l'axe fusoriel. Aucun chiasma ne peut alors être décelé morphologiquement.

Ajoutons que l'espèce possède 29 chromosomes métacentriques ou submétacentriques, soit 28 autosomes et un **X** de très grande taille. A l'anaphase I, le centromère de chaque dyade est distinctement divisé (anticipation centromérique).

No 19. J. Gallera, Zürich. — Recherches comparées sur le développement du neurectoblaste préchordal transplanté sur l'embryon ou enrobé dans l'ectoblaste *in vitro (Triton alpestris)*. Avec 5 figures dans le texte.

Aus den Zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Introduction. — Dans un travail récent [1] nous avons pu fournir quelques arguments nouveaux en faveur de la thèse que l'induction du cerveau antérieur est effectivement un processus progressif. Au fur et à mesure du développement embryonnaire la teneur du neurectoblaste en substances inductrices (sous leur forme primitive ou déjà modifiée) responsables de ses différenciations ultérieures augmente d'une façon inégale dans différentes parties de la plaque cérébrale présomptive. Les expériences de l'étude mentionnée ont été réalisées sur l'Axolotl et le *Pleurodeles* Waltii. Il s'agissait de la transplantation, sur la face ventrale d'autres embryons de la même espèce, soit de petits fragments définis et prélevés aux stades successifs du développement, soit de toute la partie préchordale de la plaque neurale. Nous avons constaté que les possibilités évolutives atteintes successivement par le neurectoblaste préchordal s'ordonnent comme suit: de l'épiblaste et de la crête neurale dissoute en éléments pigmentaires et ectomésenchymateux; des structures neuroïdales, c'est-à-dire des formations neurales atypiques et avortées; une vésicule cérébrale pourvue éventuellement de l'épiphyse; ou même d'un œil. Il est évident que cette gamme n'a pu être réalisée entièrement que par le greffon provenant de la région de la plaque neurale destinée à former au cours du développement normal les structures les plus évoluées.

Dans tous les cas où on examine les effets de transplantations l'influence de l'ambiance nouvelle doit être prise en considération. Dans mes expériences, l'influence exercée par les tissus adjacents de l'hôte sur le développement du matériel greffé s'est manifestée dans les cas, d'ailleurs exceptionnels, d'induction assimilatrice

[1] Arch. Biol. T. 58, 1947.

bizarre (formation de tubes d'aspect pancréatiques ou de cartilages aux dépens du greffon) et surtout dans l'épaississement marqué des portions du greffon orientées vers le tractus digestif de l'hôte[1].

Dans cette communication je présenterai les résultats d'expériences, en quelque sorte complémentaires, visant ce dernier problème et réalisées sur le *Triton alpestris*. L'une de ces séries d'expériences consistait à transplanter toute la partie préchordale de la plaque cérébrale sur la face ventrale d'une jeune neurula, l'autre à cultiver cette partie du neurectoblaste enrobé dans l'épiblaste ventral en solution de Holtfreter. Dans l'un et l'autre cas, le bourrelet cérébral n'étant pas entamé, le lambeau neurectoblastique prélevé ne contenait pas de crête neurale présomptive. Les fragments excisés de la plaque neurale avaient été séparés soigneusement du matériel sous-jacent, ils étaient exclusivement neurectoblastiques.

Méthode. — Les donneurs ont été opérés depuis le stade de la gastrulation avancée jusqu'à l'apparition des bourrelets médullaires. La localisation du matériel prélevé a été faite directement quand il s'agissait de neurulas; dans les cas où les embryons ont été opérés plus tôt, l'endroit du matériel prélevé n'a pu être repéré que rétrospectivement, après l'élevage du donneur pendant un temps suffisant. Dans ces cas, le matériel prélevé était remplacé par un fragment correspondant du neurectoblaste d'un autre embryon coloré préalablement au bleu de Nil. Les portions excisées de la plaque neurale étaient ou bien transplantées sur la face ventrale d'autres embryons ou placées entre deux lambeaux d'épiblaste ventral de jeune neurula, exceptionnellement de gastrula avancée. Les « sandwichs » ainsi faits étaient cultivés sur le fond d'agar dans la solution d'Holtfreter, mais sans bicarbonate de sodium[2]. Pour diminuer le danger d'infection j'ajoutais de l'elkosine[3] (1 gr. pour 1 litre) à la solution. Les sandwichs et les embryons, tant hôtes que donneurs, étaient cultivés pendant une semaine. Au terme de l'élevage les donneurs étaient déjà pourvus d'yeux fortement pigmentés et de branchies bien développées.

Tout mon matériel a été examiné sur coupes sériées.

Holtfreter a démontré récemment que chez l'*Amblystoma punctatum* l'exposition de l'ectoblaste banal à l'action de sa solution saline peut

[1] L'influence exercée par les tissus de l'hôte sur le développement du matériel greffé semble être plus marquée pour les grands greffons que pour les petits.

[2] D'après Emerson (1945) dans cette solution légèrement modifiée la cicatrisation des blessures se fait plus rapidement et les explantats se développent mieux.

[3] 6-sulfanilamido-2,4 dimethylpyrimidinum.

Age du donneur	Transplantations											Cultures in vitro										
		Nombre de manifestations de											Nombre de manifestations de									
		Œil			Cerveau								Œil			Cerveau						
	Nombre d'expériences	tapetum seul	tapetum + rétine	tapetum + 2 rétines	vésicule cérébrale indivisée	diencéphale + 2 hémisphères télencéphaliques	épiphyse ou paraphyse	structures neuroïdales	cellules pigmentaires	estomésenchyme	cartilage	Nombre d'expériences	tapetum seul	tapetum + rétine	tapetum + 2 rétines	vésicule cérébrale indivisée	diencéphale + 2 hémisphères télencéphaliques	épiphyse ou paraphyse	structures neuroïdales	cellules pigmentaires	ectomésenchyme	cartilage
Gastrula à petit blastopore circulaire	4								3			4				1				2	4	
Préneurula, blastopore allongé. Plaque neurale pas visible . .	13				3		4	5	13	13		24		1		7			4	3	7	
Neurula jeune. Liséré pigmentaire visible	9	1	2		5	3	3	1	7	8	2	5		1		2			2	2	2	
Neurula avancée. Bourrelet marqué	12	2	3	4	5	4	6	2	9	12		6	1	2		5		2 ?	1	4	1	
Total	38	3	5	4	13	7	13	8	32	33	2	39	1	4		15		2 ?	7	11	14	
			12		20									5		15						

Les résultats individuels sont groupés suivant l'âge du donneur au moment de l'opération.

déclencher dans celui-ci des différenciations neurales. Pour contrôler mon matériel de ce point de vue j'ai cultivé des lambeaux d'épiblaste ventrale de gastrulas ou de très jeunes neurulas dans la solution d'Holtfreter. Le résultat de ces expériences (26) a été négatif; je n'ai pas obtenu de différenciations neurales.

Série I. Transplantations (voir tableau ci-joint). — De l'examen histologique des hôtes il résulte que les greffes prélevées à la fin de la gastrulation se sont incorporées entièrement (un cas) ou partiellement (3 cas) dans l'épiblaste ventral de l'hôte. La partie restante a donné de la crête neurale dispersée en éléments pigmentaires. A part quelques cas

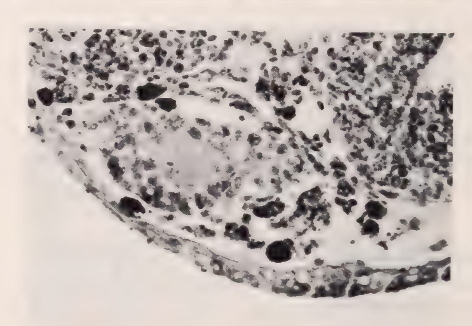


Fig. 1.

Coupe transversale d'un embryon-hôte au niveau du greffon. Celui-ci a formé un amas composé au centre de fibres et de cellules à la périphérie, cet amas est entouré par des cellules ectomésenchymateuses et pigmentaires. Gross. 250 X.

exceptionnels, les greffons plus âgés se sont enfoncés sous l'épiblaste de l'hôte et ont fourni, outre des cellules pigmentaires et mésenchymateuses toujours présentes, soit des nodules, composés au centre de fibres et de cellules à la périphérie (fig. 1), soit des vésicules cérébrales de forme irrégulière et de caractère indéfini. Les greffons prélevés de neurulas encore plus âgées ont été dans quelques cas capables de fournir un cerveau antérieur relativement bien conformé, composé d'un diencéphale et de deux hémisphères telencéphaliques (fig. 2). Souvent le cerveau a été pourvu d'un œil cyclope comme dans tous les cas où l'ébauche cérébrale est séparée suffisamment tôt de son substratum normal. Cet œil unique peut tout de même contenir deux rétines orientées en directions opposées (fig. 3). Il est toujours rejeté vers l'avant, tandis que les hémisphères sont orientés vers l'arrière. Les greffons ont été toujours implantés de telle façon que leur axe antéro-postérieur correspondait à celui de l'hôte. Force est donc d'admettre que s'enroulant et s'enfonçant sous l'épiblaste de l'hôte les greffons se sont tournés à 180°.

Commentaire. — Les résultats exposés ci-dessus sont dans leurs grandes lignes du même caractère que ceux constatés précédemment chez le

Pleurodèle. Il est à noter, cependant, que chez ce dernier l'action de l'inducteur se fait sentir plus tôt que chez le Triton. En effet, les greffons prélevés à la fin de la gastrulation ne donnent chez le Triton que de l'épiblaste banal et des éléments dispersés de la crête neurale. Chez le Pleurodèle, les mêmes transplantations ont déjà donné des vésicules cérébrales indéniables bien qu'irrégulières et atypiques.

Notons encore qu'aussi bien chez le Triton que chez le Pleurodèle

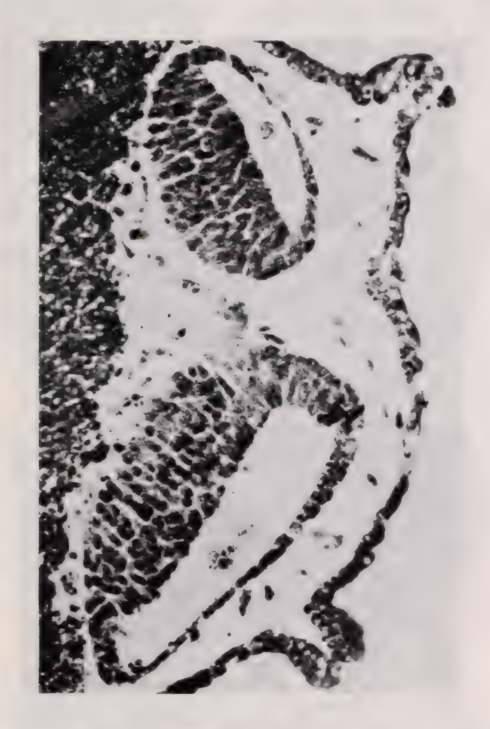


Fig. 2.

Le greffon a donné un cerveau antérieur bien conformé. Coupe au niveau du télencéphale subdivisé en deux hémisphères. Gross. 160 X.

la partie basale du cerveau implanté a été orientée vers la profondeur et sa voûte tournée vers l'épiblaste de revêtement de l'hôte. La formation au sein du matériel greffé de cartilages induits par les tissus de l'hôte, relativement fréquente chez le Pleurodèle, n'a été au contraire observée que dans deux cas seulement chez le Triton.

Série II. Culture in vitro. — Nous constatons de nouveau (voir le tableau) qu'à mesure que l'âge du donneur avance les prestations du matériel neural excisé se montrent de nature de plus en plus élevée. Cependant le degré du développement réalisé par les explantats a été manifestement plus bas que celui des greffons. Dans un cas, néan-

moins, le neurectoblaste prélevé déjà au stade de la gastrula et cultivé dans le sandwich épiblastique a formé une ampoule de caractère nette-

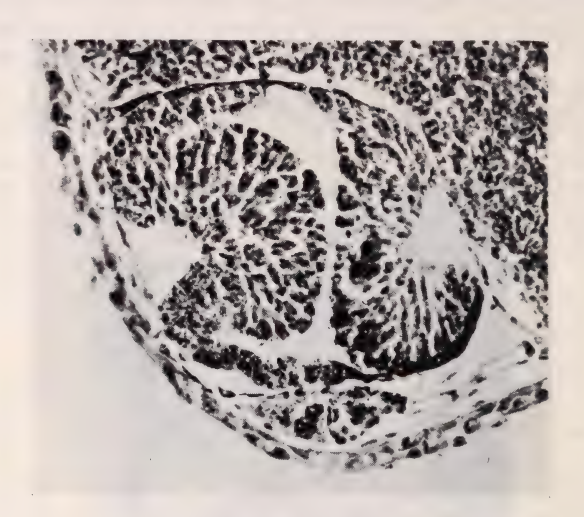


Fig 3.

Greffon prélevé d'une neurula. Coupe au niveau de l'œil cyclope. La vésicule optique renferme deux rétines orientées en sens opposés. Gross. 160 X.

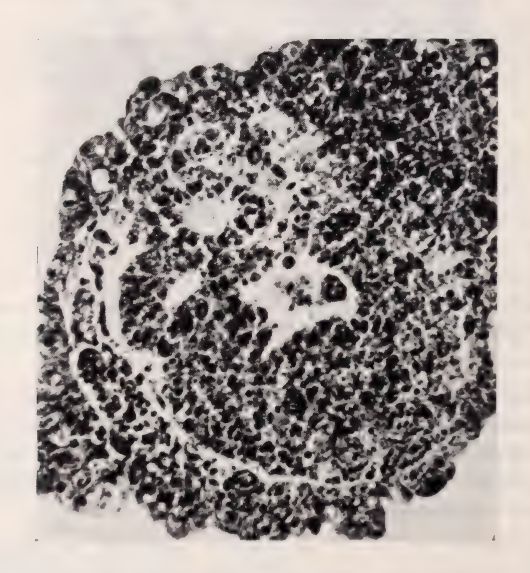


Fig. 4.

Coupe par un sandwich fait du neurectoblaste et d'épiblaste banal. Le neurectoblaste a formé au centre de notre sandwich une masse neurale creusée de petites cavités. Gross. 140 X.

ment neural. La formation de structures très peu évoluées et d'aspect plutôt neuroïdal que neural a été relativement fréquente dans cette série d'expériences. Elles peuvent se présenter sous la forme d'une masse amorphe et à peine délimitée vis-à-vis de l'épiblaste indifférencié qui l'enveloppe. Cette masse est creusée de petites cavités autour desquelles les cellules s'ordonnent plus régulièrement (fig. 4). Dans d'autres cas ces structures ont l'aspect d'une ampoule à paroi mince qui représente la vésicule neurale avortée. Le cas représenté sur notre microphotographie 5 prouve de façon élégante que cette interprétation est juste. Nous y voyons une simple ampoule de ce genre dont la paroi se continue directement dans le tapetum d'une ébauche oculaire minuscule mais typique.

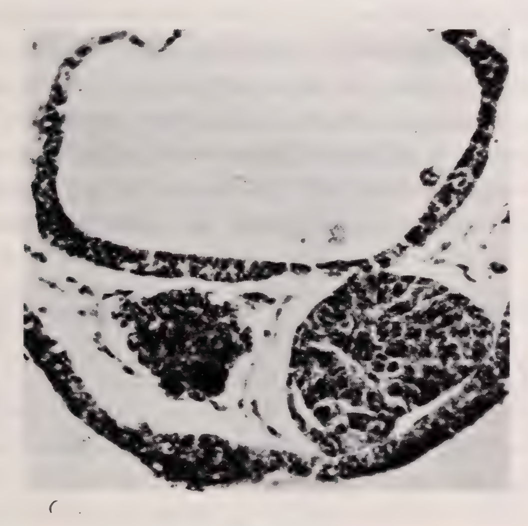


Fig. 5.

Coupe par l'explantat neurectoblastique cultivé dans un sandwich. Le matériel neurectoblastique a formé une ampoule neurale avortée pourvue d'une ébauche oculaire minuscule. Gross. 140 X.

Soulignons encore que les fragments neurectoblastiques cultivés dans les sandwichs n'ont donné, en opposition nette avec ceux transplantés sur l'embryon, que rarement des cellules pigmentaires dispersées[1]. Dans tous les 11 cas, où ces cellules se sont formées, il n'y en a que fort peu. A ce propos nous rappellerons qu'en cultivant les fragments excisés du bourrelet cérébral dans une goutte suspendue de liquide coelomique Man Chiang Niu (1947) a obtenu

[1] Il ne s'agit ici que de chromatophores, l'inhibition de la formation du pigment dans le tapetum n'a pas été observée.

une formation beaucoup plus abondante de cellules pigmentaires que dans les cultures en solution de Holtfreter.

Les explantas cultivés dans les sandwichs n'ont jamais constitué de cerveau antérieur typique, composé de diencéphale et télencéphale subdivisé en deux hémisphères, comme il s'en est formé de façon plus ou moins classique dans la première série de nos expériences. Ils peuvent tout au plus donner naissance à des vésicules cérébrales de caractère indéfini et de forme plus ou moins irrégulière.

Signalons encore incidemment que dans tous les cas les structures fournies par nos explantats ont un aspect manifestement plus jeune que celui des greffons ou bien des tissus d'embryons du même âge. En effet, les cellules des explantats sont encore très chargées de plaquettes vitellines et leurs différenciations histogénétiques sont très peu avancées. Je n'ai pas même obtenu un seul cas de différenciation de l'explantat en fibres et en cellules ganglionnaires, tandis que nos greffes sont déjà composées de la substance blanche et grise dans tous les cas où elles ont constitué des structures neurales.

Interprétation et discussion. — De la comparaison des résultats obtenus, il s'ensuit que le degré du développement réalisé par le neurectoblaste antérieur cultivé dans un sandwich épiblastique est toujours [1] moins élevé que celui du même matériel transplanté sur l'embryon. En effet, dans le premier cas les différenciations morpho- et histogénétiques sont beaucoup moins avancées que dans le second. Or, Holtfreter (1947) a constaté que l'exposition de l'ectoblaste, surtout de sa face profonde, à l'action de la solution saline provoque des modifications de structure du film cortical et augmente la perméabilité cellulaire. Nos explantats avaient été enrobés dans l'épiblaste, mais il ne semble pas que celui-ci les ait protégés suffisamment, d'autant plus que, comme on le sait, l'épiblaste cultivé *in vitro* devient spongieux et imbibé d'eau ou bien prend l'aspect d'une ampoule dilatée et remplie de liquide aqueux. (Ces deux formes se trouvaient représentées dans notre matériel.)

Supposons donc qu'effectivement la perméabilité cellulaire dans nos explantats se soit trouvée augmentée et qu'en conséquence les substances contenues dans l'explantat et responsables de ses différenciations se soient partiellement dispersées par diffusion. Nous

---

[1] Abstraction faite d'un seul cas exceptionnel.

aurons ainsi une belle explication de la dégradation générale du potentiel morphogénétique (Dalcq et Pasteels) de nos explantats. Cependant nous avons encore constaté une autre différence entre le développement des explantats et des greffons. Ces derniers manifestent une tendance beaucoup plus marquée à former des chromatophores. Cette différence limitée à un type particulier de différenciations cellulaires ne peut être expliquée par la supposition énoncée précédemment. Les cellules pigmentaires proviennent de la crête neurale et la formation de celle-ci correspond justement au degré le plus bas de l'induction neurale. Il nous faut donc admettre l'alternative suivante: ou bien l'humeur intersticielle de l'hôte favorise les tendances intrinsèques du matériel greffé à former des chromatophores ou ces tendances sont en quelque sorte freinées par l'action de la solution saline. L'influence inductrice complémentaire exercée par les tissus adjacents de l'hôte paraît être d'autant plus probable que nous avons obtenu à différentes reprises la formation, autrement inexplicable, de cartilages aux dépens du matériel greffé. D'autre part, on ne peut pas exclure la possibilité d'une action plus générale de cette ambiance nouvelle sur le développement des greffons. Nous avons déjà souligné que la partie basale du cerveau constitué aux dépens du matériel greffé, donc la partie plus volumineuse et riche en éléments cellulaires, a toujours été tournée vers le tractus digestif de l'hôte.

BIBLIOGRAPHIE

1937. Dalcq, A. et J. Pasteels. Arch. Biol., 48, 669-710.
1947. Damas, H. Arch. Biol., 58, 15-57.
1945. Emerson, S. Journ. exp. Zool., 100, 497-522.
1947. Gallera, J. Arch. Biol., 58, 221-264.
1944. Holtfreter, J. Journ. exp. Zool., 95, 307-343.
1945. —— *Ibid.*, 98, 161-209.
1947. —— *Ibid.*, 106, 197-222.
1947. Man Chiang Niu. Journ. exp. Zool., 105, 79-113.

N° 20. **M. Fischberg,** Basel. — Bestehen in der Ausbildung der Artmerkmale : Unterschiede zwischen den diploiden und triploiden Bastarden von *Triton palmatus* ♀ und *Triton alpestris* ♂? Mit 3 Textabbildungen.

1. Einleitung.

Die in den letzten Jahren von Fankhauser (1939-45) und mir (Fischberg 1942-47) an Urodelen ausgeführten Untersuchungen zeigten, dass sich diploide, triploide und tetraploide Individuen ausser der verschiedenen Kern- und Zellgrösse durch nichts unterscheiden. Vermehrung um ganze Chromosomensätze scheint sich genetisch nicht auszuwirken. Dies ist auch verständlich, denn es werden ja nicht nur einzelne Gene hinzugefügt, sondern die Veränderung betrifft stets das ganze Genassortiment, sodass die quantitativen Beziehungen zwischen den einzelnen Erbfaktoren gleich bleiben und somit das genetische Gleichgewicht erhalten bleibt.

Da Amphibien genetisch noch unerforscht sind, verfügt man nicht über Stämme mit bekannten Mutationen. Aus diesem Grunde konnte ich nicht die Auswirkung einer Vermehrung der Chromosomensätze auf ein durch Mutation verändertes Merkmal untersuchen. Um dennoch zu erfahren, ob durch Variation der Dosierung qualitativ verschiedener Gene ein Effekt zustande kommt, besamte ich letzten Frühling Eier von *Triton palmatus* mit Spermien von *Triton alpestris* und setzte die Eier gleich nach Besamung für ca. 20 Studen einer Temperatur von 0-1° C aus. Bekanntlich wird durch diese Kältebehandlung bei einem Teil der Eier die 2. Reifeteilung verhindert, sodass der diploide Chromosomensatz der mütterlichen Keimzelle erhalten bleibt. Die cytologische Analyse der Schwanzspitzen der erhaltenen Larven ergab 36 Tiere mit der diploiden Zahl von 24 Chromosomen und 13 triploide Individuen mit 36 Chromosomen.

Die diploiden Bastarde besitzen einen Chromosomensatz von *Triton palmatus* und einen von *Triton alpestris*. Die triploiden aber zwei Chromosomensätze von *Triton palmatus* und nur einen von

Tr. alpestris. Das Eiplasma wurde bei beiden Typen von *Tr. palmatus* geliefert. Da sich die Chromosomensätze dieser beiden Arten durch mehrere bis viele Gene von einander unterscheiden, bestehen zwischen den diploiden und triploiden Artbastarden auch quantitative Unterschiede, d. h. beim triploiden Bastard stehen alle nicht identischen Gene im Verhältnis 2 palmatus zu 1 alpestris.

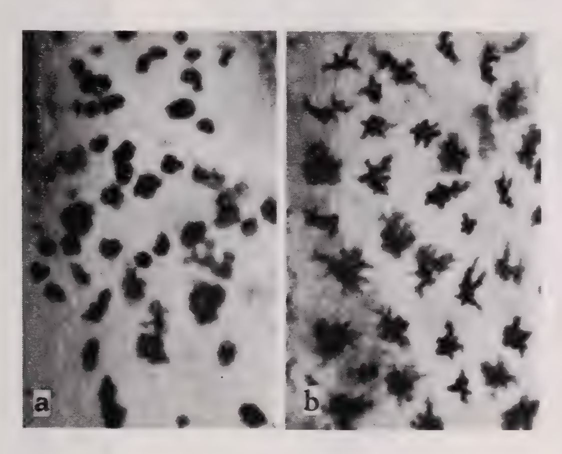


Abb. 1.
Melanophoren aus der Kopfgegend junger Larven. a) klecksige Melanophoren von *Tr. alpestris*, b) grobästige Melanophoren von *Tr. palmatus*. Vergrösserung 46 ×.

2. Die larvalen Artmerkmale der Elternarten.

Da ich letztes Jahr die diploiden Bastarde nicht bis über die Metamorphose züchten konnte, beschränke ich mich auf die Beschreibung der larvalen Merkmale.

Triton alpestris zeigt schon als alter Embryo die charakteristischen larvalen Artmerkmale: er besitzt schwärzliche Melanophoren, deren äusserst feine Verästelungen ein dichtes Geflecht bilden, sodass sie bei schwacher Vergrösserung klecksig erscheinen (Abb. 1a). Die Melanophoren sind auf dem Kopf in zwei dorsalen Streifen und zwei Backenflecken angeordnet. Auf den Körperseiten sind sie auf einen dorsalen und einen lateraler gelegenen Streifen beschränkt. Erst kurz vor der Metamorphose ändert sich das Pigmentmuster (Abb. 2 a-c).

Triton palmatus zeigt als alter Embryo die gleichen Merkmale wie *Tr. alpestris* (Abb. 2 d). Doch ca. 3 Tage nach dem Aus-



Abb. 2.

Larvale Artmerkmale. a) *Tr. alpestris* 14-tägig, b) *Tr. alp.* 80-tägig, c) *Tr. alp.* 60-tägig, d) *Tr. palmatus* 14-tägig, e) *Tr. palm.* 20-tägig, f) *Tr. palm.* 35-tägig, g) *Tr. palm.* 80-tägig, h) *Tr. palm.* 35-tägig. Vergr. 8 ×.

schlüpfen beginnen sich die in Streifen angeordneten Melanophoren aus dem Verbande zu lösen und sich über den ganzen Körper,



Abb. 3.

Larvale Merkmalsausbildung der diploiden (a-c) und der triploiden (d und e) Bastarde von *Tr. palmatus* ♀ × *Tr. alpestris* ♂. a) 34-tägig, b) 80-tägig, c) 56-tägig, d) 40-tägig, e) 45-tägig. Vergr. 8 × .

lie Bauchseite ausgenommen, gleichmässig u verteilen (Abb. 2 e, f und h); zugleich bemerkt man, dass lie Melanophoren nicht schwärzlich sind wie bei *Tr. alpestris*, sondern rauner erscheinen, auch sind sie, im Gegensatz zu *Tr. alpestris* robästig. Schon bei schwacher Vergrösserung sind die Verästeıngen der Melanophoren sichtbar (Abb. 1 b). Bei den alten *Tr. palmatus*-

Larven finden wieder Umordnungen der Melanophoren statt, die eine erste Annäherung an den Adulthabitus zu Folge haben (Abb. 2 g).

3. Die diploiden und triploiden Bastarde.

35 der 36 diploiden Bastarde, die 12 Chromosomen von *Tr. palmatus* und 12 Chromosomen von *Tr. alpestris* besitzen, zeigen die larvalen *Alpestris*-Merkmale in fast reiner Ausbildung, während die larvalen *Palmatus*-Merkmale nicht oder kaum nachzuweisen sind. Die Merkmale von *Tr. alpestris* sind also denen von *Tr. palmatus* gegenüber stark dominant (Abb. 3 *a.c*).

Die Frage ist nun die: wirkt sich eine Verdopplung rezessiver Gene oder des Genoms in dem Sinne aus, dass die Manifestation der in einfacher Dosis vorhandenen Gene oder des Genoms unmöglich wird oder doch wenigstens überdeckt wird.

Die 13 triploiden Bastarde, die ein mehr oder weniger dominantes Genom von *Tr. alpestris*, aber ausserdem noch zwei mehr oder weniger rezessive Genome von *Tr. palmatus* besitzen, sind sehr uniform und zeigen, ganz im Gegensatz zu den diploiden Bastarden, ein deutliches Überwiegen der charakteristischen Merkmale von *Tr. palmatus*. Dies gilt sowohl für das Pigmentmuster, als auch für die Form und Farbe der einzelnen Melanophoren (Abb. 3 *d* und *e*).

4. Besprechung der Ergebnisse.

Die Tatsache, dass durch Verdopplung der einen Gengarnitur Verschiebungen der Dominanzverhältnisse erzielt werden, demonstriert nun auch für Wirbeltiere die Relativität der Dominanz. Die Ergebnisse stehen im Gegensatz zu der „Presence — and Absence — Theorie" von Bateson, aber im Einklang mit der Ansicht von Wright, Muller und Stern, die die Dominanz als Ergebnis eines Dosis-Schwellenwerteffektes ansehen.

Die Folgerung der in meinen Experimenten beobachteten Dosis-Wirkung ist die, dass je nach dem Verhältnis der Quantität bestimmter genbedingter Stoffe die Merkmale der einen,

oder aber der anderen Art zur Ausbildung gelangen.

Da die meisten bekannten Mutationen dem Wildallel gegenüber rezessiv sind, und die wenigen bekannten dominanten Mutationen homozygot meist letal sind, kann bei genetischer Untersuchung diploider Tiere, summarisch gesagt, „alles oder nichts" untersucht werden. Sollte es aber gelingen z. B. bei den genetisch gut bekannten Mäusen triploide Tiere herzustellen, sodass das quantitative Verhältnis zwischen mutiertem und Wildgen nach Belieben abgeändert werden könnte, so sind auch bei Säugern wichtige genphysiologische Resultate zu erwarten. Es könnte z. B. durch abgestufte Gendosis Klarheit über die Wirkungsketten pleiotroper Mutanten gewonnen werden.

LITERATUR.

1926. Bateson, W. *Segregation.* Journ. of Genetics 16.

1938. Fankhauser, G. *Triploidy in the newt, Triturus viridescens.* Proc. Amer. phil. Soc., 79.

1939. —— *Polyploidy in the salamander, Eurycea bislineata.* J. Hered., 30.

1945. —— *The effects of changes in chromosome number on amphibian development.* Quart. Rev. Biol., Vol. 20.

1939. Fankhauser, G. and R. B. Griffiths. *Induction of triploidy and haploidy in the newt, Triturus viridescens,* by *cold treatment of unsegmented eggs.* Proc. Nation. Ac. Sci. Washington, 25.

1944. Fischberg, M. *Veränderungen der Chromosomenzahl bei Triton alpestris nach Kältebehandlung der Eier.* Rev. Suisse Zool. 51.

1945. —— *Ueber die Ausbildung des Geschlechts bei triploiden und einem haploiden Triton alpestris.* Rev. Suisse Zool. 52.

1947. —— a) *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie durch Kältebehandlung der Eier von Triton alpestris aus verschiedenen Populationen.* Genetica, Bd. 24.

1947. —— b) *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie bei einheimischen Urodelen.* Rev. Suisse Zool. 54.

1947. —— c) *Parthenogeneseversuche an Urodelen.* Rev. Suisse Zool. 54.

1947. —— d) *Experimentelle Auslösung von haploider und diploider Parthenogenese bei den Urodelen Triton palmatus* und *Triton alpestris.* Archiv. d. Jul. Klaus-Stiftung, Bd. 22, Heft 3/4.

1945. Hadorn, E. *Zur Pleiotropie der Genwirkung.* Archiv d. Jul. Klaus-Stiftung für Vererbungsforschung. Erg. Bd. zu Bd. 20.

1933. Muller, H. J. *On the incomplete dominance of the normal allelomorphs of white in Drosophila.* J. Gen. 33.

1930. Stern, C. *Multiple Allelie.* Handb. Vererbungswiss. Berlin 1930.
1929. Wright, S. *Fishers theory of dominance.* Amer. Nat. 63.
1934. —— *Physiological and evolutionary theories of dominance.* Amer. Nat. 68.

N° 21. **H. Morgenthaler,** Bern. — Ueber subhaploide Zellen in *Triton*-Transplantaten. Mit 3 Textabbildungen.

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.

Schon Fankhauser (1934) fand bei Triton in Blastulae und Abortivgastrulae Zellen mit unregelmässigen Chromosomenzahlen, die hauptsächlich durch multipolare Mitosen entstanden waren; unter ihnen befanden sich auch subhaploide, d. h. Zellen mit weniger als 12 Chromosomen. Diese Zellen haben natürlich kein vollständiges Erbgut, und es stellt sich die Frage, wie lange sie existenzfähig sind.

Fischberg (1947 S. 37) findet in seinem umfangreichen Material, das er vom Stadium Gläsner 31 an (Haftfaden und Kiemen kurze, zylindrische Fortsätze) untersucht, keine durchwegs subhaploiden Keime. Einzelne Zellen mit zu kleiner Chromosomenzahl pyknotisieren nach seiner Ansicht und werden selbst in euploider (= mit einem bis mehreren ganzen Chromosomensätzen) Umgebung eliminiert. Fankhauser und wir fanden nur Keime mit mehr oder weniger grossen subhaploiden Bereichen. Alle diese Keime waren nicht im Stande zu gastrulieren. Die Frage der Lebensfähigkeit solcher subhaploider Zellbereiche kann durch Transplantationen weiter untersucht werden. Die Experimente, die in Abb. 1 schematisch dargestellt sind, wurden gemeinsam mit Herrn Prof. Baltzer ausgeführt.

Es wurde bei der Herstellung von haploiden Triton-Merogonen (nach der Methode von Curry-Stauffer) gerade auf unregelmässige Furcher geachtet, in der Hoffnung, dass sich in solchen Fällen subhaploide Zellbereiche entwickeln. Von 5 Spendern wurde Material entnommen und von dreien konnten Schnittserien hergestellt werden. Zwei dieser Fälle sind im folgenden beschrieben:

Das Auffinden der Implantate in den Schnittserien gelang ziemlich leicht

1. dank der Kleinheit der Kerne mit haploiden und subha-

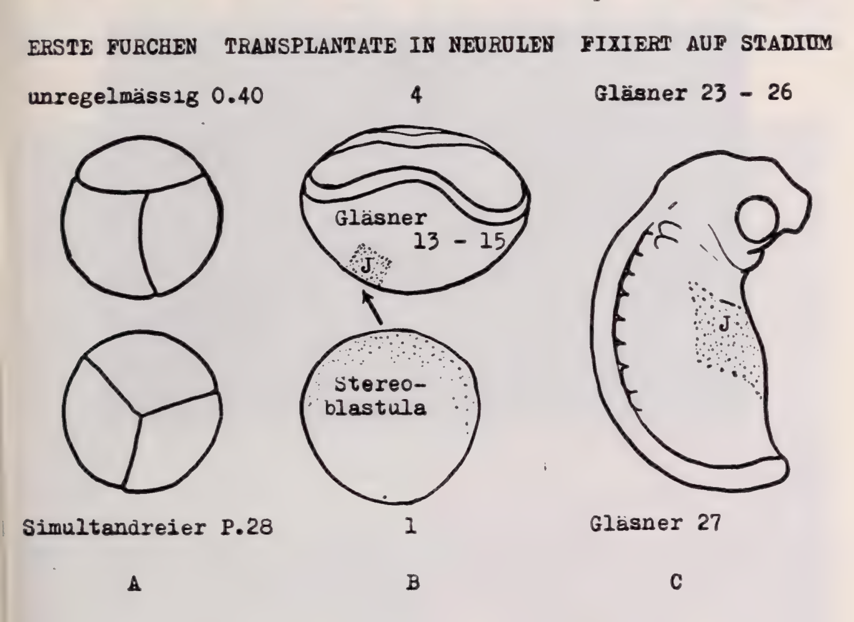


Abb. 1.
Gang des Experiments.

A. Anlage der ersten Furchen bei den beiden beschriebenen Merogonen 0.40 und P. 28.
B. Transplantation: Material aus dem animalen Bereich der zu alten Blastula wird in die Unterseite von Neurulen verpflanzt.
C. Keim vor dem Fixieren. Das Implantat ist gewachsen.

ploiden Chromosomenzahlen gegenüber den normalen Kernen des Wirtes,

2. weil sich die kleinen Kerne mit Hämalaun in der gleichen Zeit nicht so stark färben wie die normalen Kerne (Abb. 2).

In allen 5 Implantaten wurden Meta- und Anaphasen mit subhaploiden Chromosomenzahlen gefunden.

An sich kann Subhaploidität (nach Fankhauser und Fischberg l. c.) in allen Entwicklungsstadien durch multipolare Mitosen neu entstehen. Dann müssen aber Mitosen mit mehreren Spindeln gefunden werden, oder zum mindesten müssen Mitosen mit unregelmässigen Chromosomenzahlen in gleichen Stadien dicht nebeneinander liegen. Multipolare Mitosen habe ich bis jetzt nie

gefunden. Die subhaploiden Mitosen sind in der Tabelle nach Bereichen, in denen sie im Implantat gefunden wurden, getrennt

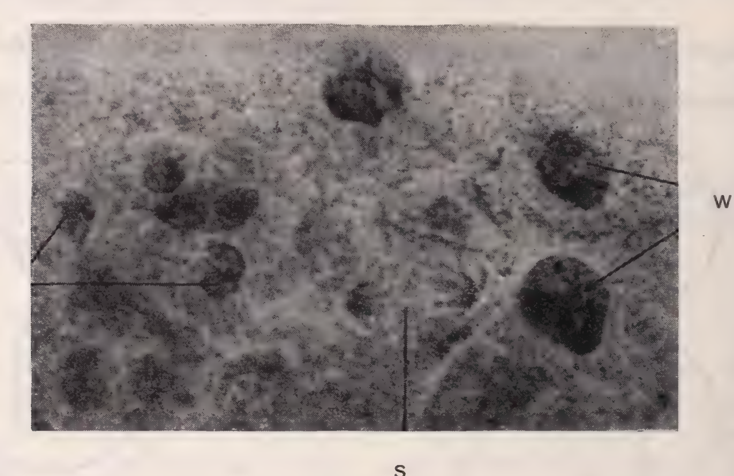


Abb. 2.

Grenze des Implantats (0.40 I_4).
W = grosse, dunkle Kerne des Wirtes; I = kleine, helle Kern eim Implantat; S = subhaploide Mitose.

eingetragen. Einzig in P. 28 I_1 liegen zwei Metaphasen unmittelbar nebeneinander. Sie lassen sich aber mit je 8 Chromosomen nicht

Chromosomenzahlen in Mitosen	
Im Rest des Spenders	im Implantat
0.40 6, 7, 12	I_1 9-10-10-12 I_2 ca 8-9-12 I_3 10-10, 10-12 I_4 ca 8-8-9, 9-10-12
P. 28 8, 10, 12	I_1 8, 8, 8, -8, 8-12

ohne weiteres als Abkömmlinge einer euploiden Mitose erklären, sondern dürfen vielleicht als Töchter einer Zelle mit 8 Chromosomen aufgefasst werden.

Darnach, und weil die Zellen im Implantatbereich liegen, ist es wahrscheinlicher, dass es sich wirklich um subhaploide Mitosen aus der Spender-Blastula handelt.

Dies lässt es möglich erscheinen, dass Zellen mit subhaploider Chromosomenzahl sich in Transplantaten erhalten, und auch weiter

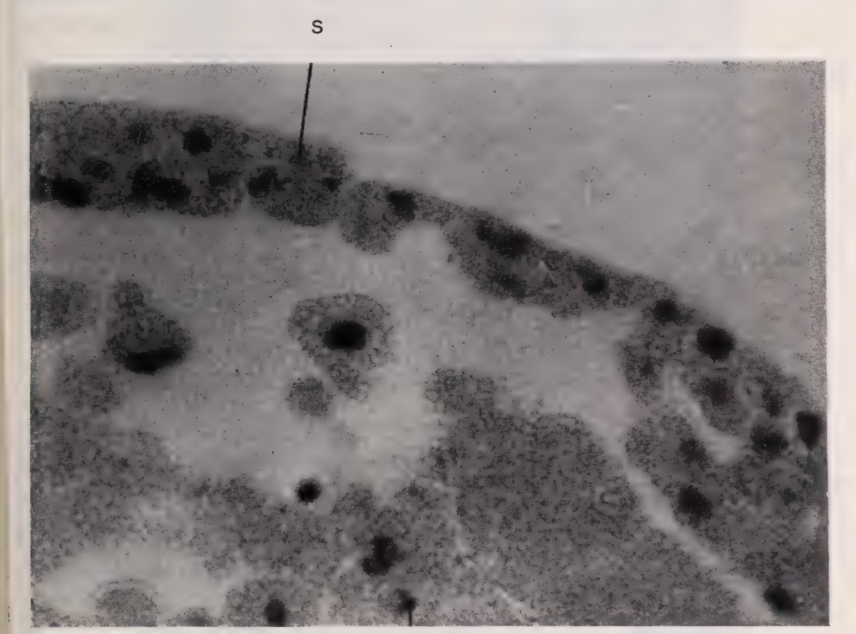


ABB. 3.
Epithelbildung im Keim 0.40 I_4, Schwanzknospenstadium. P = Kernpyknose.

teilen können. In einem Fall wurde sogar von subhaploiden Zellen allerdings schlechtes, unregelmässiges Epithel gebildet (Abb. 3). Auch im Implantat sind pyknotische Kerne, die darauf schliessen lassen, dass Zellen mit zu kleiner Chromosomenzahl eliminiert werden. Wo indessen die Grenze für „zu klein" in diesem Fall gezogen werden müsste, lässt sich nicht ohne weiteres sagen. Es kann auf Zufall beruhen, dass in keinem Implantat mit Sicherheit weniger als 8 Chromosomen gefunden wurden. Ob die subhaploiden Zellbereiche für ihre Erhaltung und eventuelle Differenzierung von normalem, euploidem Gewebe umgeben sein müssen, kann mit diesen Experimenten nicht entschieden werden.

LITERATUR.

1931. Curry, H. A. *Methode zur Entfernung des Eikerns bei normal befruchteten und bastardbefruchteten Triton-Eiern durch Anstich.* Rev. Suisse Zool. 37.

1934. Fankhauser, G. *Cytological studies on egg fragments of the salamander Triton. V. Chromosome number and chromosome individuality in the cleavage mitoses of merogonic fragments.* J. exp. Zool. 68.

1947. Fischberg, M. *Experimentelle Auslösung von Heteroploidie durch Kältebehandlung der Eier von Triton alpestris aus verschiedenen Populationen.* Genetika Bd. XXIV.

1925. Gläsner, L. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des gemeinen Wassermolchs (Molge vulgaris).* Jena, Verlag Gustav Fischer.

1945. Stauffer, E. *Versuche zur experimentellen Herstellung haploider Axolotl-Merogone.* Rev. Suisse Zool. 52.

No 22. **G. Wagner,** Bern. — Ueber den Einfluss des Mesektoderms auf die Entwicklung der Haut bei Bombinator-Triton-Chimaeren. Mit 3 Textabbildungen.

Zoologisches Institut der Universität Bern.

Zwischen Triton und Bombinator wurde im frühen Neurulastadium Neuralleistenmaterial des Kopfes und der Kiemenregion ausgetauscht. Verschiedene Autoren haben gezeigt, dass dieses Material in der Normalentwicklung aus dem sich schliessenden Neuralrohr ventralwärts auswandert und u. a. die Visceralbögen bildet. Es wird als Mesektoderm oder Ektomesoderm bezeichnet. Ein Teil des Mesektoderms entfernt sich von den Visceralbögen und bildet Mesenchym im ventralen Bereich des Kopfes, das Mesenchym der Kiemen und bei Triton der Balancer.

In unseren Chimaeren fanden diese Wanderungen ebenfalls statt. Besonders charakteristisch war das Verhalten des sich von den Visceralbögen entfernenden mesenchymbildenden Materials. Nur dieses wird im Folgenden besprochen.

Das *Tritonmesenchym in Bombinator* wandert an bestimmten Stellen von den Visceralbögen aus *in wohl geordneten Strängen* direkt

gegen die Haut zu, stösst an diese an, wird gestaucht oder wandert der Haut entlang weiter. Solche Auswanderungsstränge traten

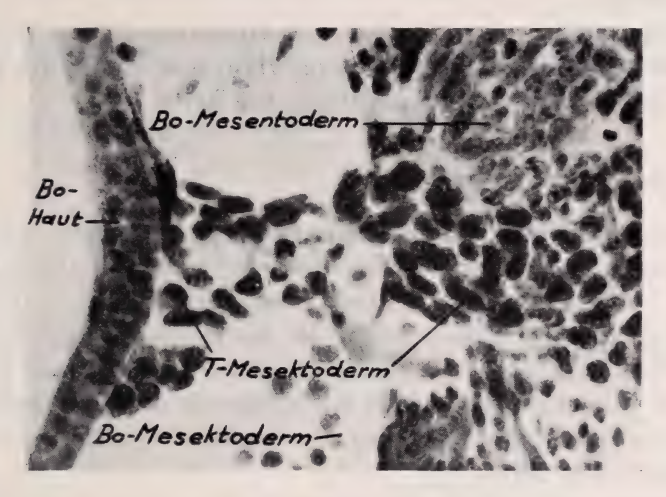


Abb. 1.

Horizontalschnitt durch einen 9 Tage alten Bombinator mit Tritonmesektoderm in der Höhe des Kiefergelenks: Ein Strang von Tritonmesektoderm ist von dem Mandibularbogen zur Haut vorgestossen. Haut in der Kontaktzone verdickt und etwas eingebuchtet. Die grösseren und dunkleren Tritonkerne sind deutlich von den Bombinatorkernen zu unterscheiden.

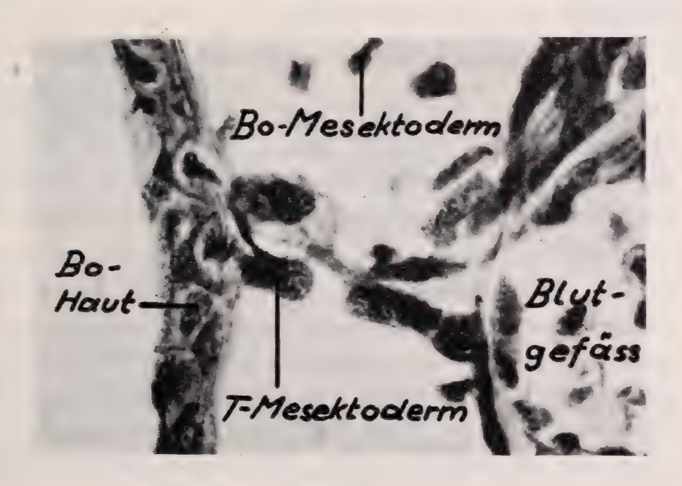


Abb. 2.

Horizontalschnitt durch einen 9 Tage alten Bombinator mit Tritonmesektoderm dorsal von den Kiemen: Ein Säulchen von Tritonmesektodermzellen ist zur Haut vorgestossen und hat in der Kontaktzone 2 Mitosen ausgelöst.

regelmässig im Mandibular- und Hyoidbogen auf, und zwar in verschiedener Höhe, seltener und weniger kräftig auch in den Kiemenbögen.

Demgegenüber wandert das *Bombinatormesenchym in Triton* nicht in Strängen, sondern diffus zur Haut und nimmt den ganzen unter der Haut zur Verfügung stehenden Raum ein.

Tritonmesenchym in Bombinator.

Die Bombinatorhaut reagiert auf die Berührung mit dem geschlossen vorstossenden Tritonmesenchym in charakteristischer Weise: Sie ist regelmässig verdickt, wobei sie sich leicht nach innen oder nach aussen wölben kann, die Kerne sind vergrössert und zeigen eine deutliche *Vermehrung der Mitosen* (Abb. 1 und 2).

Abb. 3 zeigt die Häufigkeit der Mitosen in der Bombinatorhaut in Prozent der gezählten Zellen. Es wurden folgende drei Gebiete der Haut ausgezählt:

Operierte Seite in Kontaktzonen mit dem vorstossenden Tritonmesenchym (12 Fälle mit total 2580 Zellen).

Operierte Seite *neben* den Kontaktzonen (10 Fälle mit total 3680 Zellen).

Unoperierte Seite in dem jeweils entsprechenden Gebiet (15 Fälle mit total 6700 Zellen).

Aus dieser Zusammenstellung ergibt sich folgendes:

1) Die Wirtshaut der *unoperierten Seite* zeigt ein kräftiges Mitosemaximum zwischen dem 7. und dem 10. Tag. Es ist die Zeit, in der sich die Haut vom Rumpfe abhebt. (Die höchsten und die niedrigsten Werte sind je durch eine Kurve verbunden).

2) In den *Kontaktzonen* der operierten Seite finden wir die weitaus höchsten Mitosewerte, daneben allerdings auch normale und einige erniedrigte. Die Streuung der Werte ist in keinem Bereich so gross wie hier. Der mittlere Wert der Tiere von 7 bis 10 Tagen liegt jedoch noch über dem Maximum der unoperierten Seite. (Es wurde darauf verzichtet, die Punkte durch eine Kurve zu verbinden).

3) *Neben* den Kontaktzonen zeigt die Wirtshaut in allen Fällen eine erniedrigte Mitosehäufigkeit entsprechend dem Defizit

an unterlagerndem Mesenchym. (Es wurden nur die höchsten Werte durch eine Kurve verbunden).

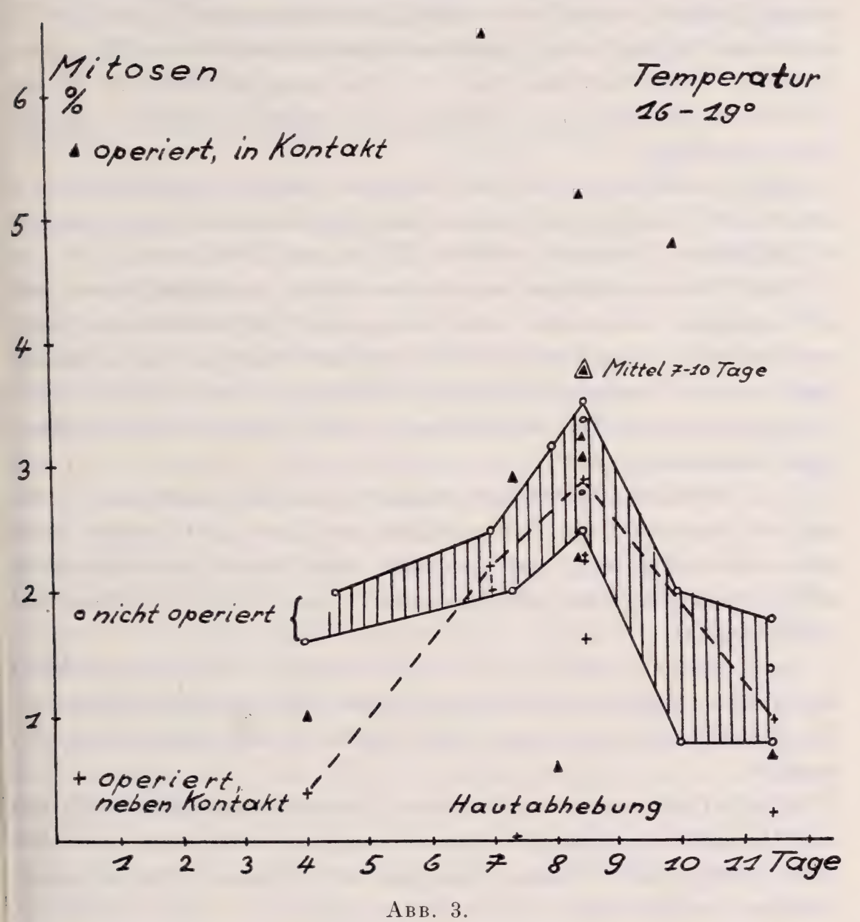


ABB. 3.

Häufigkeit der Mitosen in der Epidermis von Bombinator mit implantiertem Tritonmesektoderm. Erklärungen im Text.

Bombinatormesenchym in Triton.

Die Tritonhaut zeigt nur in der jungen Balancerknospe eine deutliche Reaktion auf das in diese Knospe einwandernde lockere Bombinatormesenchym: Der junge Balancer ist auf der operierten Seite weiter entwickelt als auf der nicht operierten. Beide Seiten zeigen im Balancerbereich zur Zeit der ersten Aussackung ein deutliches Mitosemaximum.

Wir deuten diese Ergebnisse vorläufig folgendermassen: Das die Haut unterlagernde Mesenchym wirkt sowohl bei Bombinator wie bei Triton in einem bestimmten Entwicklungsstadium mitosefördernd auf die Haut. Bei Bombinator steht diese erhöhte Mitosehäufigkeit in Zusammenhang mit der Abhebung der Haut, bei Triton mit der Ausbildung des Balancers, bei beiden vielleicht mit der Kiemenbildung.

Für die Kiemen sind die Schnitte noch nicht systematisch untersucht. Für den Mandibular- und Hyoidbereich dagegen ergibt sich folgender *Vergleich zwischen Triton und Bombinator:*

Das *Tritonmesenchym* wandert sowohl in normalen Tieren wie als Implantat in Bombinator in dicht gepackten Strängen zur Haut und bewirkt in der Haut eine *Mitosevermehrung an eng begrenzter Stelle.* In der Normalentwicklung entsteht an einer solchen Stelle die epidermale Balanceraussackung, in den Chimaeren eine blosse Hautverdickung.

Das *Bombinatormesenchym* wandert sowohl in normalen Tieren wie als Implantat in Triton diffus zur Haut und bewirkt eine Mitoseerhöhung im ganzen ventralen Kopfbereich, was sowohl in der Normalentwicklung wie bei den Chimaeren eine Abhebung der Haut bewirkt.

Bei diesem Vergleich ist die histologische Verschiedenartigkeit von Triton- und Bombinatormesenchym, die bei der Beeinflussung der Haut vermutlich auch eine Rolle spielt, ausser Betracht gelassen.

Durch die Gegenüberstellung von Balanceraussackung bei Triton und Hautabhebung bei Bombinator erscheint die Frage nach der entwicklungsgeschichtlichen Deutung der Balancer von einer neuen Seite her aufgeworfen.

No 23. K. Henke, Göttingen. — Ueber Ordnungsvorgänge in der Spätentwicklung der Insekten. Mit 5 Textabbildungen.

Zoologisches Institut der Universität Göttingen.

Die Untersuchungen, von denen hier die Rede sein soll, gruppieren sich um die Grundfrage nach der Entstehung und Fortbildung der räumlichen Ordnung der Entwicklungsprozesse. Ihr Objekt ist die Spätentwicklung der Insekten, insbesondere die Herstellung imaginaler Bildungen, die bei der Larve noch nicht oder nur erst als wenig differenzierte Anlagen gesondert vorhanden sind. Ebenso wie wir es für die Embryonalentwicklung gewohnt sind, kann man auch für diese spätere Entwicklungsphase die Frage stellen, wie es geschieht, dass eine Mannigfaltigkeit von Prozessen innerhalb eines mehr oder weniger einheitlich erscheinenden Systems doch in einer bestimmten, vielfach sich wandelnden und dabei immer reicher sich ausgestaltenden räumlichen Ordnung vor sich geht, sodass ein bestimmter, im Vergleich zu einem einfachen Ausgangsgebilde anders und unverhältnismässig reich gegliederter Endzustand entsteht.

Diese räumliche Ordnung der Entwicklungsprozesse betrifft einmal die Ausrichtung bestimmter Vorgänge, etwa Zellteilungen, Zellwachstum oder Materialbewegungen, nach bestimmten Achsen des Entwicklungssubstrates; andererseits äussert sie sich darin, dass in bestimmten ausgezeichneten Regionen besondere Entwicklungsprozesse auftreten. Man kann danach, wenn man nach der Entstehung oder Umwandlung dieser Ordnungen fragt, zwischen Richtungs- oder Achsendeterminationen und Gliederungs- oder Musterdeterminationen unterscheiden.

Diese Alternative bildet natürlich zunächst nur ein Schema für die erste Orientierung, bei dem man fragen muss, wie weit es reicht. So muss geprüft werden, ob es auch denjenigen Fällen gerecht wird, in denen wir zunächst von Polaritäten wie von einer eigenen Art von Entwicklungsordnungen sprechen. In gewissen wichtigen Fällen der Embryonalentwicklung scheint es ja, dass wirklich mit der Annahme nur einer ausgezeichneten Region auszukommen ist,

die den Gipfelpunkt eines Gefälles bildet, womit denn zugleich die Auszeichnung bestimmter Richtungen gegeben ist. Diese Frage soll aber hier ausser Betracht bleiben, und nur die Grunderscheinungen der Achsen- und der Gliederungsdetermination sollen anhand einiger einfacher Beispiele zur Sprache kommen.

1. *Achsendeterminationen in der Entwicklung der Flügelform.*

Die Bedeutung einzelner ausgezeichneter Richtungen in der Entwicklung tritt anschaulich hervor in der Entwicklung der Flügelanlagen von *Drosophila* während der Vorpuppen- und

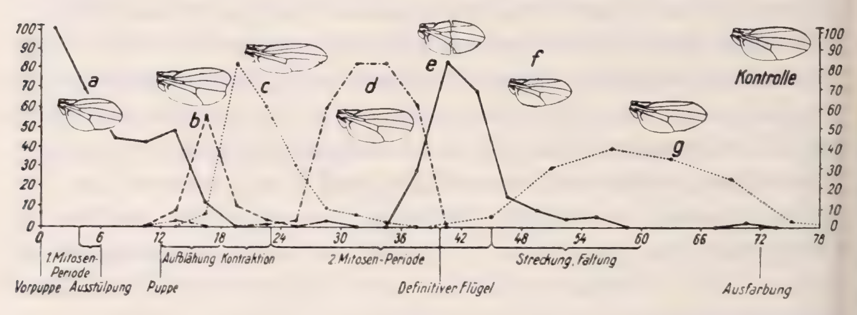


Abb. 1.

Sensible Perioden der Grösse und Form des Flügels von *Drosophila* gegenüber Hitzereizen während der Vorpuppen- und Puppenzeit. Abszisse: Reizaltersstufen in Stunden (Zuchttemperatur 25°). Ordinate: Häufigkeit verschiedener Modifikationen in %. *a* 1. (und 2.), *e* 3. plumper Flügel; *b* abgestutzt; *c* 1., *g* 2. schlanker Flügel; (*d* abgerundete Spitze; *f* massstabsgerecht verkleinert, Häufigkeitskurve nicht eingetragen).

Puppenzeit. Temperaturreize, die in dieser Entwicklungsphase einwirken, können eine Reihe verschiedenartiger Modifikationen der Grösse und Form des Flügels zur Folge haben (1,2). Werden die Reize genau dosiert, die Reizaltersklassen der Versuchstiere empfindlich abgestuft und die einzelnen Grössen- und Formmerkmale des Flügels bei einer ausreichenden Anzahl von Versuchstieren quantitativ erfasst, so lassen sich durch den Reizversuch deutlich getrennte sensible Perioden festlegen, in denen jeweils bestimmte Modifikationstypen ausgelöst werden (Abb. 1). Um aus diesen verschiedenen Modifikationen Folgerungen über die zu verschiedenen Zeiten wirksamen Entwicklungsfaktoren ziehen zu können, muss in erster Linie die jeweilige Auswirkung

des Reizes genau erfasst werden. Eine wertvolle Hilfe hierfür (wie auch für die Analyse des Einflusses bestimmter Mutationen auf die Grösse und Form des Flügels) bildet die Auszählung der Epithelzellen je Flächeneinheit in verschiedenen Regionen des Flügels, aus

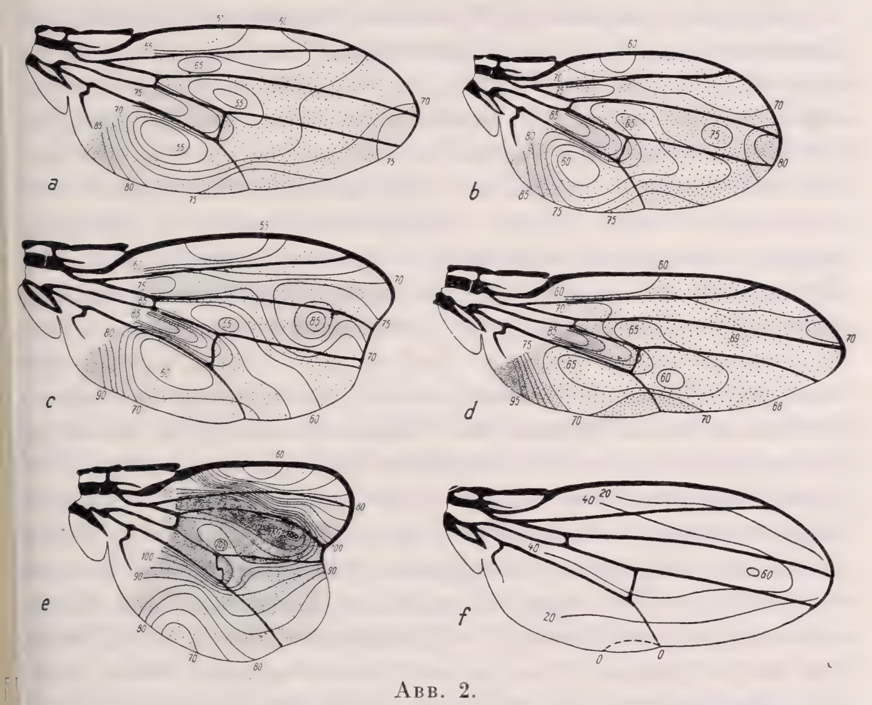


ABB. 2.

a-e Zelldichtebilder der Oberseite des Flügels von *Drosophila*. Die eingetragenen Linien verbinden Punkte gleicher Zelldichte; die Ziffern geben die Zelldichtewerte (Zellenanzahlen auf 0,01 mm²) auf den Linien gleicher Zelldichte an. *a* Normalform. *b-d* Hitzemodifikationen. *b* 1. plumper Flügel (Abb. 1*a*); *c* abgestutzt (Abb. 1 *b*); *d* 1. schlanker Flügel (Abb. 1 *c*). *e* Mutation *dumpy*. — *f* Verteilung der Differenzen zwischen den Zelldichten an entsprechenden Flügelpunkten bei *dumpy* und der Normalform. Die eingetragenen Linien verbinden hier die Punkte gleicher Zelldichteunterschiede; die Ziffern geben die Unterschiedswerte an.

der sich Vergleichswerte für die Gesamtzellenanzahl der untersuchten Flügellamelle sowie ein Bild von der Verteilung verschiedener Zellgrössen in der Flügelfläche ergibt (Abb. 2). Schliesslich lässt sich auch die allgemeine Form der einzelnen in der Flügelebene gelegenen Zelloberflächen, ob isodiametrisch oder in bestimmten Richtungen gestreckt, sowie der Grad dieser Streckung in den einzelnen Flügelregionen auf relativ einfache Weise statistisch erfassen.

Beides wird dadurch ermöglicht, dass jede einzelne Epithelzelle des Flügels in der Mitte ihrer Oberfläche ein Kutikularhärchen trägt. Die Anzahl dieser Härchen auf der Flächeneinheit gibt die Zellenanzahl, ihre Lage zueinander die Form der Zellen an.

Wie Abb. 1 zeigt, betrifft nun die Mehrzahl der Hitzemodifikationen allein oder doch überwiegend nur die Achsenverhältnisse des Flügels, nicht den charakteristischen Verlauf seiner Umrisslinie. Die erste der dargestellten Modifikationskurven (a) umfasst mit ihren zwei deutlich getrennten Gipfeln zwei verschiedene Modifikationstypen, den 1. und 2. plumpen Flügel. Kurve e repräsentiert einen 3. plumpen, c einen 1. und g einen 2. schlanken Typus. In all diesen Fällen sind offenbar von den an der Flügelentwicklung beteiligten Ordnungsvorgängen lediglich bestimmte Richtungsdeterminationen in der Flügelanlage beeinflusst. Die Analyse der Anzahl, Grösse und Form der Zellen in Verbindung mit den vorliegenden Kenntnissen über den äusseren Hergang der Flügelentwicklung (3) erlaubt es auch schon, sich über die Art dieser Determinationen bestimmte Vorstellungen zu bilden. Für den 1. plumpen und den 1. schlanken Flügel lässt sich bereits aus Abb. 2 b und d im Vergleich mit 2 a entnehmen, dass die durchschnittliche Zelldichte und damit auch die Grösse der Zellen ungefähr normal ist. Dabei sind beide Flügel in ihrer Fläche verkleinert. Die Untersuchung der Zellform zeigt, dass der 1. plumpe Typus normal proportionierte Zellen trägt. Seine Formänderung ist also allein durch eine Verminderung der in der Längsrichtung des Flügels angeordneten Zellen bedingt. Bei dem 1. schlanken Typus ist entsprechend die Anzahl der Zellen in der Querrichtung des Flügels vermindert. Nun werden diese beiden Modifikationen jeweils maximal kurz vor Beginn einer der beiden Perioden erhöhter Zellteilungstätigkeit ausgelöst, welche die Flügelanlage während der Vorpuppen- und Puppenzeit durchläuft (Abb. 1). Die einfachste Deutung ist daher wohl die, dass durch den Temperaturreiz jeweils eine in den beiden Mitosenperioden durchschnittlich verschieden orientierte Zellteilungstätigkeit im ganzen herabgesetzt wird.

Auch der 3. plumpe und der 2. schlanke Modifikationstypus sind gegenüber der Norm verkleinert (Abb. 1). Hier kommt ein Einfluss auf die Zellteilungstätigkeit nicht mehr in Frage, vielmehr handelt es sich um eine Herabsetzung der Zellgrösse, die sich auf eine

Hemmung des *Zellwachstums* in der mit Abschluss der Zellteilungstätigkeit einsetzenden Phase der Streckung und Faltung des Flügels zurückführen lässt. In der normalen Entwicklung wächst der Flügel in dieser Zeit anfänglich bevorzugt in die Länge, später mehr in die Breite, und so lässt sich auch hier wieder eine einfache Hemmung der jeweils vom Reiz betroffenen besonderen Entwicklungstätigkeit zur Erklärung der verschiedenen Formänderungen des Flügels annehmen. Die verschiedene Ausrichtung des Zellwachstums zu verschiedenen Zeiten während der Streckungsperiode deutet auf eine *zeitlich wechselnde axiale Differenzierung des Plasmas der Flügelanlage*, und derselbe Faktor könnte wohl auch für eine wechselnde durchschnittliche Orientierung der Zellteilungen in der vorhergehenden Zeit der Mitosenperioden verantwortlich sein.

Die abnormen Massverhältnisse des 1. schlanken Modifikationstypus sind nicht allein durch die Verringerung der Zellenanzahl in der Querrichtung des Flügels bedingt. Er ist noch schlanker, als hiernach allein zu erwarten wäre, und die Untersuchung der Zellform ergibt, dass das Breitenlängenverhältnis der Epithelzellen um eben den Betrag von der Norm abweicht, der gefordert werden muss, um den durch den selektiven Zellausfall nicht erklärten Anteil der Gesamtformänderung des Flügels zu erklären. Diese Änderung der Zellform beruht nun, wie unveröffentlichte Untersuchungen von Ma über die Flügelentwicklung gereizter Tiere ergeben haben, auf einem abnormen Verlauf einer vor der zweiten Mitosenperiode stattfindenden *Kontraktion* der Flügelanlage, deren Bedeutung für die Formentwicklung des Flügels zuerst von Waddington (3) erkannt wurde. Bei den gereizten Tieren zieht sich die Anlage stärker als im Normalfall in ihrer Querrichtung zusammen, was ja notwendig zu einer Änderung der Zellform führen muss. Damit wird noch ein dritter von der Richtungsdetermination der Flügelentwicklung betroffener Prozess neben Zellteilung und Zellvergrösserung sichtbar.

Bei Reizung in einer etwas früheren Phase wird nun der Kontraktionsvorgang in wesentlich anderer Weise abgewandelt, sodass der Modifikationstypus des abgestutzten Flügels entsteht (Abb. 1 b, c). Dieser Typus zeigt nicht mehr eine blosse Änderung der Massverhältnisse, sondern die *Verlaufsweise des*

Flügelumrisses ist, besonders durch die Einziehung der Flügelspitze, in charakteristischer Weise verändert. Ganz der gleiche Effekt tritt, und zwar nach Waddington gleichfalls während der Kontraktionsphase, bei der Mutation *dumpy (dp)* auf, hier freilich im allgemeinen in noch drastischerer Form (Abb. 2 e). Im Unterschied zu der abgestutzten Modifikation ist der *dp*-Flügel zugleich durch Verringerung der Zellenanzahl verkleinert, und insofern ist die Modifikation nur eine partielle Phänokopie der Mutante. Dieser Punkt kann hier vernachlässigt werden. Besonders klar zeigt aber nun die Mutante, dass die in dieser frühen Phase angreifende Änderung des Kontraktionsvorgangs nicht nur seine Auswirkung in einer bestimmten Richtung verändert, sondern dass die Kontraktion der Zellen im Bereich der Flügelfläche nach einem bestimmten Muster in verschiedenem Grad von der Norm abweicht. Dies Muster der Kontraktionsveränderung lässt sich dadurch demonstrieren, dass man für die einzelnen Punkte der Flügelfläche die Differenzen zwischen den Zelldichtewerten des abgewandelten und des normalen Flügels berechnet (Abb. 2 f). Es zeigt sich dann, dass die Zellen in einem basal der Flügelspitze innerhalb seiner Fläche gelegenen Gebiet am stärksten und von hier nach den Flügelrändern zu in immer geringerem Grad verkleinert sind.

Der Schluss liegt nahe, dass auch die Auswirkung des normalen Kontraktionsvorganges nicht gleichförmig sondern geordnet verläuft, und in der Tat erhält die Flügelanlage erst während der Kontraktionsphase ihren charakteristischen Umriss. Die Bedingungen, von denen diese Ordnung der Kontraktionswirkung abhängt, sind noch nicht geklärt. Es ist denkbar, dass die Kontraktionstendenz als solche ein Gefälle von der Flügelmitte nach den Rändern zu bildet, das sich in dem Differenzbild der Zelldichten in Abb. 2 f unmittelbar abzeichnet. Andererseits könnte die Musterung der Kontraktionswirkung vielleicht auch als Resultante aus einer anfänglich bevorzugt die Längsrichtung der Anlage betreffenden Kontraktionstendenz und dem Widerstand des in dieser Zeit sich entwickelnden Geäders zustandekommen. Dass das Geäder den Verlauf der Kontraktion beeinflusst, hat Waddington (3) unter Benutzung von Mutationen der Aderbildung gezeigt, und die Annahme, dass die Kontraktionstendenz in gerichteter Form auftritt, steht mit den aus den Modifikationen der Zellteilungstätigkeit

gezogenen Folgerungen in gutem Einklang. Entsprechend der Umstellung der axialen Differenzierung des Plasmas in der Flügelanlage, die auf Grund der Beeinflussung der beiden Mitosenperioden vermutet wurde, mag sie zu Beginn der Kontraktionsphase noch überwiegend die Längsrichtung der Anlage betreffen, später aber mit der Annäherung an die zweite Mitosenperiode die Querrichtung, womit denn zugleich die Verstärkung der Querkontraktion bei dem 1. schlanken Modifikationstypus verständlich würde.

2. *Die Stufen der Gliederungsdetermination bei der Farbmusterbildung auf dem Schmetterlingsflügel.*

Die geschilderten Untersuchungen am *Drosophila*-flügel haben hauptsächlich über die Wirksamkeit wechselnder Richtungsdeterminationen in der Flügelentwicklung Aufschluss gegeben, dagegen lassen sie hinsichtlich der Gliederungsdetermination in der Flügelanlage noch kaum sichere Aussagen zu. Bei den Schmetterlingen zeichnen sich nun derartige Ordnungen in äusserst sinnfälliger Weise im Farbmuster der Flügel ab. Wir zweifeln nicht, dass sie hier mit der Herstellung bestimmter visueller Trachten oft eine wichtige ökologische Rolle spielen, und jedenfalls bieten sie in ihrer natürlichen Formenmannigfaltigkeit und ihrer leichten experimentellen Zugänglichkeit ein geeignetes Objekt für die Analyse von Ordnungsprozessen in der Spätentwicklung der Insekten.

Durch vergleichend morphologische Untersuchungen lässt sich zeigen, dass die mannigfachen Flügelmuster der Schmetterlinge durch wechselnde Kombinationen einer begrenzten Anzahl von Zeichnungssystemen bedingt sind (4,5). Auch die experimentelle Analyse ist hier schon weit fortgeschritten. Die isolierte Betrachtung einzelner Systeme und ihrer Veränderungen unter experimentellen Bedingungen hat auf eine Reihe allgemeiner Gesetzmässigkeiten der Farbmusterbildung geführt, und man kann sich auch schon gewisse Vorstellungen darüber bilden, wie ein kompliziertes Muster durch eine Kette fortschreitender Gliederungsprozesse zustande kommt. Das ideale Ziel ist natürlich die gleichmässige Erklärung der ganzen Folge der bei seiner Entwicklung beteiligten Gliederungsprozesse, beginnend mit der primären Musterbildung in einem zunächst völlig homogenen Substrat. Gerade in der Frage dieser primären Musterbildung lassen sich aber bisher nur Hypothesen äussern.

Sie soll daher erst später zur Sprache kommen. Genaueres wissen wir über die fortschreitende Entfaltung der Anlagen einzelner Zeichnungssysteme.

Viele dieser Systeme sind im ausgebildeten Zustand zentrisch gebaut, sie bestehen aus einer Folge verschiedenfarbiger Zonen im Umkreis eines Musterzentrums. So ist es bei den Ocellen in der Flügelmitte vieler Schmetterlinge, etwa der Saturniden. Eine andere Form zentrischer Muster herrscht bei den verbreiteten Querbindenmustern vor. Ihre oft in Mehrzahl konzentrisch zueinander gelagerten Systeme zeigen jeweils ein zentral gelegenes, meist bis zum vorderen und hinteren Flügelrand reichendes Musterfeld und an den innerhalb der Flügelfläche gelegenen Teilen seiner Peripherie die charakterischen, bald einfarbigen, bald aus mehreren verschiedenfarbigen Zonen aufgebauten Querbinden. Kühn und v. Engelhardt haben an einem derartigen Zeichnungssystem bei der Pyralide *Ephestia kühniella* als erste gezeigt, dass es durch ein von der mittleren Flügelregion her in der Zeit sich ausbreitendes Determinationsfeld bedingt ist, dass an seiner Peripherie ein in diesem Fall aus mehreren Zonen bestehendes Grenzmuster erzeugt (6). Wenn mehrere konzentrisch gelegene Systeme vorhanden sind, breiten ihre Determinationsfelder sich nacheinander von derselben Flügelregion her aus, wobei die später antretenden sich im allgemeinen jeweils innerhalb der vorher ausgebreiteten halten (7, 8).

Die Determination dieser Muster geht also, wie es schon ihr zentrischer Bau vermuten lässt, von bestimmten Musterzentren aus. Ihre anfangs einheitlichen Determinationsfelder können, bei den Querbinden während der Ausbreitung auf dem Flügel, in mannigfach wechselnder Weise gegliedert werden (6, 8, 9, 10). Die verschiedenen Zonen in dem Ocellus der Saturnide *Philosamia cynthia* lassen sich auf verschiedene Grade einer vom Zentrum her schrittweise abnehmenden Hemmungswirkung auf die Schuppendifferenzierung zurückführen. Hier beruht also die Gliederung innerhalb eines Zeichnungssystems offenbar auf einer einfachen Gefällebildung eines Entwicklungsfaktors, dessen Wirksamkeit ihr Maximum im Zentrum des Mustersystems erreicht (Abb. 3 d). Bei anderen Zeichnungssystemen, besonders Querbindenmustern, lässt sich umgekehrt die Bildung eines Anrei-

cherungsrandes durch einen das Determinationsfeld kennzeichnenden Entwicklungsfaktor an der Peripherie dieses Feldes erschliessen (Abb. 3 e). Gewisse aus mehreren gleichartigen

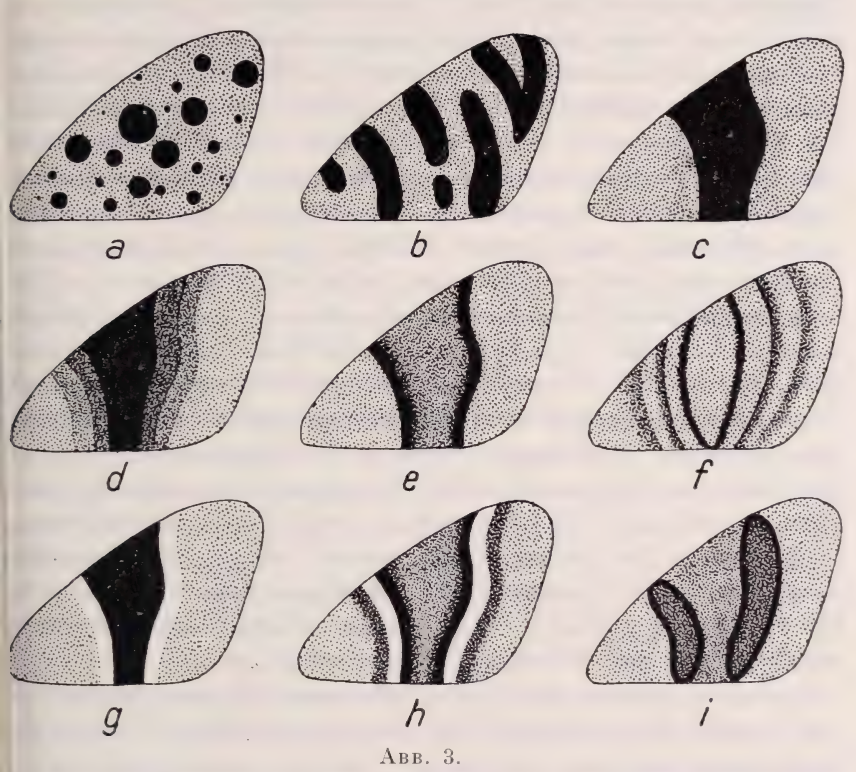


ABB. 3.

Stufen der Farbmusterbildung bei den Schmetterlingen, schematisch. *a-c* 1. Stufe, primäre Musterbildung. *a* Spritzmuster; *b* Simultanrhythmus; *c* einzelnes Musterfeld. — *d-h* 2. Stufe. Die primäre Musterbildung ruft statt einheitlicher Farbelemente Determinationszentren hervor. *d-f* Formen der Gliederung einzelner Determinationsfelder (vgl. *c*). *d* Gefällebildung im Umkreis eines Musterzentrums; *e* Anreicherungsrand eines Ausbreitungsfeldes; *f* Ausbreitungsrhythmus. — *g, h* Zusammenwirken zweier konzentrischer Determinationsfelder. *g* Aussparungsrandbildung; *h* dasselbe mit Anreicherungsrand im kleineren Determinationsfeld und im Umfeld (dreizoniges Bindenmuster). — *i* 3. Stufe. Einzelne Elemente der auf der 2. Stufe gebildeten Gliederung (vgl. *e*) werden weiter gegliedert (Musterbildung höherer Ordnung).

Gliedern bestehende zentrische Muster entstehen, nach ihrem Habitus zu schliessen, nach dem Prinzip der Bildung von Liesegang-Ringen. Sie werden, da das Liesegang-Phänomen seiner Natur nach auf einem Ausbreitungsvorgang beruht, als Aus-

breitungsrhythmen bezeichnet (Abb. 3 f). In all diesen Fällen genügt die Annahme eines einzelnen Determinationsfeldes zur Erklärung der Gliederung innerhalb eines Zeichnungssystems. Dagegen scheinen bei den *Aussparungsrändern* jeweils zwei konzentrische Determinationsfelder beteiligt zu sein, von denen das kleinere in seinem Bereich die Wirkung des grösseren abändert oder aufhebt, sodass dieses letzte nur in der Randzone des Musters ungestört zur Geltung kommt (Abb. 3 g). Wenn das kleinere Determinationsfeld seinerseits einen Anreicherungsrand bildet, so entsteht ein zweizoniges Bindenmuster. Eine dritte Zone kann schliesslich noch dadurch hinzukommen, dass das grössere, die Farbe des Aussparungsrandes bedingende Feld das von ihm freigelassene Gebiet veranlasst, seinerseits einen Anreicherungsrand auszubilden (Abb. 3 h). Neben den einfachen Anreicherungsrändern, wie sie Abb. 3 e zeigt, stellen solche dreizonige Binden wohl die verbreitetste Form der Querbindenzeichnung der Schmetterlinge dar. Alle diese Gliederungsprozesse in den Determinationsfeldern der zentrischen Muster und in ihrer Umgebung lassen sich hypothetisch auf einfache *Diffusionsvorgänge* zurückführen, durch welche bestimmte, jeweils einzeln oder in Kombination miteinander die verschiedenen Schuppenfarben bedingende *Determinationsstoffe* transportiert, ausgesondert und gegebenenfalls von einander getrennt werden.

Damit ist aber erst ein Teil der Gliederungsvorgänge erklärt, die zur Farbmusterbildung auf dem Schmetterlingsflügel führen. Es bleibt zu fragen, *auf welche Weise die primäre Musterbildung vor sich geht, durch welche die am Ausgang der erörterten Gliederungsprozesse stehenden Determinationszentren auf dem Flügel geschaffen und lokalisiert werden.* Hier kann die vergleichende Betrachtung der Farbmuster noch etwas weiterführen (10).

Gewisse in ihrem Gesamtaufbau eindeutig den Querbindenmustern zuzuordnende Zeichnungen kommen offenbar dadurch zustande, dass die betrachteten Gliederungsvorgänge sich nicht unmittelbar in der Bildung bestimmter Farbzonen abzeichnen, sondern erst die Ausgangspunkte weiterer Musterbildungsprozesse determinieren. So lässt sich ein Muster von dem allgemeinen Typus der Abb. 3 i von dem der Abb. 3 e dadurch ableiten, dass ein

Anreicherungsrand durch einen *Gliederungsprozess höherer Ordnung* seinerseits den Charakter eines geränderten Feldes annimmt. Anders als bei den durch Abb. 3 d-f repräsentierten Variationen eines einheitlichen Prozesses erscheinen hier zwei *Gliederungsprozesse kettenartig aneinandergeschlossen*, von denen erst der zweite sich direkt in der Determination der Schuppen zur Annahme bestimmter Farbtypen auswirkt.

Dies führt auf die Möglichkeit, dass auch die Determinationszentren der einzelnen Zeichnungssysteme durch Gliederungsprozesse bestimmter Art entstehen, die in anderen Fällen unmittelbar zur Bildung einfacher Farbmusterelemente führen. Vergleicht man nun die Gesamtmuster bei verschiedenen Schmetterlingsgruppen, besonders Geometriden und Kleinschmetterlingen, so zeigt sich, dass die bisher experimentell analysierten Muster vom Typus der Abb. 3 d-h Grenzfälle eines allgemeineren Verhaltens darstellen, bei dem das einzelne Zeichnungssystem nicht nur durch einen, sondern durch mehrere oder viele Musterkerne vertreten ist (11). Von hier wird man weitergeführt zu den verbreiteten Tupfen- und Rieselmustern mit zahlreichen mehr oder weniger kleinen in sich einheitlichen Elementen. Offenbar können in geringer oder selbst nur in Einzahl vorhandene Determinationszentren für in sich gegliederte Farbmuster, wie sie bisher experimentell untersucht wurden, ihrerseits durch Gliederungsprozesse derselben Art geschaffen werden, die auch jene im Unterschied zu den Ausbreitungsrhythmen als *Simultanrhythmen* bezeichneten vielgliedrigen Muster aus einfachen Tupfen oder Rieseln erzeugen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese letzten durch einfache physikalisch-chemische Prozesse zustandekommen, wie sie etwa von *rhythmischen Fällungen oder Kristallisationen* bekannt sind. Wie in Abb. 3 a, b angedeutet, können sie bei ein und derselben Art vikariierend mit regellosen Spritzmustern oder ungleichmässig wolkigen Marmorierungen, die auf zufallsmässig verteilte *Keimwirkungen* schliessen lassen, andererseits auch mit einer homogenen Flächenfarbe auftreten. Mehr oder weniger geringfügige Änderungen in den Entwicklungsbedingungen der Flügelanlage können also statt des ungeordneten einen mehr oder weniger geordneten Zustand herbeiführen, und je nach den besonderen Verhältnissen wird in bestimmten Fällen auf dieselbe Weise

statt einer rythmischen Serie auch eine geringe Anzahl oder selbst nur ein einzelner Punkt der Flügelanlage ausgezeichnet werden (Abb. 3 b, c), der nun, statt unmittelbar einen bestimmten Schuppenfarbtypus hervorzubringen, den Charakter eines Determinationszentrums für ein in sich gegliedertes Muster annehmen kann. Je geringer die Anzahl der ausgezeichneten Punkte ist, desto strenger wird ihre Lokalisation innerhalb der Anlage durch die Dimensionen des zu gliedernden Systems bestimmt sein. Damit scheint auch die primäre Musterbildung bei den zentrischen Farbmustern der Schmetterlinge ebenso wie bei den Simultanrhythmen dem Verständnis näher gerückt.

3. *Gliederungsdetermination durch differentielle Zellteilungen.*

Gliederungen vom Habitus der rhythmischen Tupfen- oder Rieselmuster der Schmetterlinge sind in der organischen wie in der anorganischen Natur sehr verbreitet. Die Gemeinsamkeiten in ihrer Entstehungsweise, die man auf Grund der äusseren Ähnlichkeit erwarten möchte, werden aber in sehr vielen Fällen rein formaler Natur oder so allgemeiner Art sein, dass der Vergleich für das Verständnis der Ursachen der Musterbildung im einzelnen Fall kaum mehr Gewinn bringt. So scheint es, dass eine den Simultanrhythmen im Farbmuster der Schmetterlinge auffallend ähnliche Ordnung bestimmter Entwicklungsfaktoren statt durch einen einfachen physikalisch-chemischen Ordnungsprozess im Epithel auch noch auf einem ganz anderen Weg, nämlich durch den spezifisch biologischen Vorgang differentieller Zellteilungen in einem ursprünglich aus lauter gleichwertigen Zellen bestehenden Epithel zustande kommen kann. Diese Vorstellung ergab sich bei einer Untersuchung der Verteilung der Schuppenapparate auf dem Schmetterlingsflügel (12). Das Prinzip ihrer Begründung lässt sich am besten an dem einfachen Schuppenmuster auf dem Hinterflügel von *Ephestia* demonstrieren, doch lässt sie sich auch auf kompliziertere Fälle übertragen. Sie wird dadurch noch weiter gestützt und führt andererseits auf interessante Fragen der Zellteilung und des Zellwachstums. Diese Linie soll aber hier nicht weiter verfolgt werden.

Wären die einigermassen gleichabständigen Schuppenreihen.

wie sie Abb. 4 a zeigt, durch die Ansammlung eines ursprünglich gleichmässig im Epithel verteilten Schuppenbildungsfaktors an bestimmten Punkten oder durch dessen geordnete Entstehung innerhalb der Epithelfläche bedingt, so wie es oben für die Farbrhythmen abgeleitet wurde, so wäre zu erwarten, dass die Dimensionen des Schuppenmusters unabhängig von der grösseren oder geringeren Feinheit des Mosaiks der Epithelzellen festgelegt würden. Tatsächlich besteht hier aber eine deutliche Abhängigkeit, wie sich bei einem Vergleich zwischen verschiedenen, mit ungleich grossen

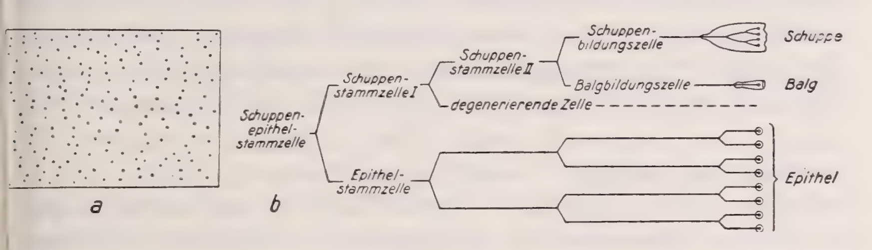


Abb. 4.

a Anordnung der Schuppenbälge auf dem Hinterflügel von *Ephestia* (Schuppenmuster). *b* Zellteilungsfolge einer Schuppenepithelstammzelle des Hinterflügels; es entsteht ein Schuppenepithelverband aus einem dreizelligen Schuppenapparat und einem achtzelligen Epithelverband.

Epithelzellen ausgestatteten Flügelregionen sowie zwischen kleinzelligen Hungertieren und normal ernährten ergibt. Wenn die Epithelzellen kleiner werden, so rücken die Schuppen näher zusammen, während andererseits das mittlere Zahlenverhältnis zwischen Schuppen und Epithelzellen auffallend konstant bleibt. Allgemein entfällt in gross- wie in kleinzelligen Flügelteilen auf einen Schuppenapparat eine zwar nicht unerheblich variierende, bevorzugt aber bei acht liegende Anzahl von Epithelzellen. Dies Verhältnis wird verständlich, wenn man annimmt, dass die Flügelanalge ursprünglich aus lauter gleichwertigen, als Schuppenepithelstammzellen zu bezeichnenden Einzelzellen besteht, von denen jede in einer gesetzmässig festgelegten Teilungsfolge in eine Gruppe von teils gleich-, teils ungleichwertigen Zellen, einen Schuppenepithelverband, zerlegt wird (Abb. 4 b). In einem durch neuere Untersuchungen (13) bereits näherungsweise bestimmten Entwicklungs-

abschnitt müssen die Schuppenepithelstammzellen sämtlich eine mehr oder weniger genau in die Längsrichtung des Flügels eingestellte differentielle Teilung durchmachen, bei der die eine schwesterzelle als Schuppenstammzelle die Fähigkeit erhält, in zwei weiteren differentiellen Teilungsschritten den aus drei verschiedenwertigen Zellen bestehenden Schuppenapparat herzustellen (14), während die andere als Epithelstammzelle, typischerweise in drei zur Bildung von acht Zellen führenden einfachen Vermehrungsteilungen, einen zugehörigen Epithelverband hervorbringt. Schon früher wurde darauf hingewiesen, dass eine ganz entsprechende Art der Musterbildung durch differentielle Teilungen bei bestimmten pflanzlichen Spaltöffnungsmustern anzunehmen ist. Eine soeben veröffentlichte Bemerkung von BÜNNING und SAGROMSKY (15) scheint diese Angabe für gewisse Monokotylen zu bestätigen.

Mehr oder weniger zellkonstante, aus verschiedenwertigen Zellen zusammengesetzte Derivate einzelner Stammzellen, wie sie die Schuppenepithelverbände der Schmetterlinge darstellen, sind auch sonst bei Insekten verbreitet. Hierher gehören die Verbände aus einer Eizelle und einer bestimmten Anzahl von Nährzellen in der Eifächern der Ovarien oder die Ommatidien der Facettenaugen (16). Ein Unterschied besteht im letzten Fall insofern, als die Stammzelle völlig in der Bildung eines spezialisierten Organs aufgeht, während die Schuppenepithelstammzelle noch eine indifferente, nur Epithel liefernde Zelle abgliedert, wodurch denn das Schuppenmuster geschaffen wird. Das unregelmässige Auftreten indifferenter Zellen in manchen primitiven Facettenaugen deutet darauf hin, dass hier vielleicht Übergänge vorkommen.

Andererseits stimmen aber die Entwicklungsgänge bei dem beschuppten Epithel und dem Facettenauge insofern überein, als die Potenz zur Bildung eines spezialisierten Organs ursprünglich in beiden Fällen allen Zellen der Anlage gleichermassen zukommen muss. Bei den Simultanrhythmen unter den Farbmustern dagegen wird offenbar der besondere, hier für die vom Untergrund abweichende Färbung der Musterelemente massgebliche Entwicklungsfaktor von vorn herein und endgültig nur bestimmten zerstreut stehenden Zellen zugeteilt. Den für das beschuppte Epithel erschlossenen Entwicklungsmodus kann man als

Variante dieses Verhaltens ansehn, bei der mit der Determination des Epithels zur Imaginalhäutung zunächst alle Zellen des Epithels gleichmässig ausgezeichnet werden und erst danach durch differentielle Zellteilungen ein Muster geschaffen wird. Das Verhalten der Komplexaugenanlage erscheint dem gegenüber als Grenzfall, bei dem es typischerweise auf keinem der beiden möglichen Wege zur Bildung indifferenter Zellen kommt. In anderen verwandten Fällen dürfte dagegen dasselbe Prinzip wie bei der Farbmusterbildung gelten, wobei von Fall zu Fall zu entscheiden bleibt, ob ausserdem eine nachträgliche Abgliederung indifferenter Zellen stattfindet oder nicht, wie auch umgekehrt mit der Möglichkeit zu rechnen ist, dass manche rhythmische Farbmuster gleichfalls durch differentielle Zellteilungen geschaffen werden.

Bei den bisher vorliegenden Untersuchungen von Entwicklungsgängen, bei denen einzelne verstreut stehende Punkte eines Zellverbandes ausgezeichnet werden, ist entweder, wie bei der von Wigglesworth (17) untersuchten Vermehrung der Borsten im Epithel der Wanze *Rhodnius prolixus* im Zuge der Larvenhäutungen, schon ein Ausgangsmuster vorgegeben, dessen Fortbildung betrachtet wird, oder es wird, wie in der kurzen Mitteilung von Bünning und Sagromsky (15) über das Spaltöffnungsmuster der Dikotylen, offenbar als Zufallsmuster vorausgesetzt. In beiden Fällen kann angenommen werden, dass die schon vorhandenen oder doch in der Entwicklung begriffenen Spezialbildungen einen Einfluss auf die Entstehung weiterer gleichartiger Elemente ausüben können. Bei den Simultanrhythmen unter den Farbmustern und beim Schuppenmuster im Epithel der Schmetterlinge liegen die Dinge anders, sodass man hier unmittelbar auf das Problem der primären Musterbildung in einem noch ganz homogenen Substrat geführt wird.

Andere Abwandlungen des für das beschuppte Epithel der Schmetterlinge entworfenen Schemas werden dadurch zustandekommen, dass die Teile eines wenigzelligen Organs nicht immer wie Schuppe und Balg unmittelbar durch differentielle Teilungen einzelner Zellen entstehen. Es mögen auch einzelne zunächst allein ausgezeichnete Bildungszellen ihre Nachbarzellen entfernterer Abstammung zur Herstellung sie ergänzender Bildungen induzieren können. Im Fall des Schuppenapparates sind Induktions-

wirkungen auch zwischen den als Schwesterzellen entstehenden Bildungszellen für Schuppe und Balg wohl sicher vorhanden (2, 18). Wie in der Embryonalentwicklung dürften auch bei der Gliederung wenigzelliger Gebilde in der Spätentwicklung alle Übergänge zwischen Mosaik- und Induktionsentwicklungen auftreten.

4. *Musterbildung durch Kombination von Geweben verschiedener Herkunft.*

Die Frage nach weiteren Typen von Gliederungen drängt sich auf, wenn man das Geäder des Insektenflügels betrachtet. Die Adernetze vieler primitiver Insekten dürften wohl ihrer Entstehung nach mit rhythmischen Tupfenmustern verwandt sein, indem die Adern dem Grund zwischen den Tupfenelementen entsprechen. Bei den meisten Insekten werden aber nun in einem ursprünglich gleichfalls netzförmig angelegten Lakunensystem früher oder später einzelne durchgehende Linienzüge hervorgehoben, die zuletzt, neben einzelnen verbleibenden Queradern oder allein, als Längsadern erhalten bleiben. Offenbar wird hier der zur Bildung des Adernetzes führende Gliederungsprozess sekundär durch einen entwicklungsphysiologisch ganz anders zu bewertenden überlagert, welcher einzelne lang über den Flügel ziehende linienförmige Zonen auszeichnet. Von der Natur dieses letzten können wir uns bisher keinerlei begründete Vorstellung bilden.

Das Geäder des Insektenflügels ist aber weiterhin dadurch bemerkenswert, dass es zu der letzten hier noch kurz zu berührenden Gruppe von Ordnungen führt, bei denen ursprünglich getrennt angelegte Bildungen räumlich zusammengeordnet werden. Die Aderbahnen des Insektenflügels werden durchzogen von Tracheen und Nerven, welche von der Basis der Flügelanlage her in seinen Lakunen vorwachsen. In der Entwicklung des Schmetterlingsflügels erscheinen nacheinander bei kleinen Formen zwei, bei grossen vier Atmungssysteme, teils von Tracheen, teils von Tracheolen gebildet, welche jeweils in ihren verschiedenen Teilen einzelnen Lakunenbahnen folgen und so mehr oder weniger variable aber doch gesetzmässige Muster bilden. Soweit der Wanderweg der sich vorschiebenden Endkeulen der Tracheolen und die Verzweigungspunkte der Tracheen durch die jeweils schon vorhandenen Lakunen oder Teile des Atmungssystems vorgezeichnet sind, handelt es sich dabei um

typische abhängige Musterbildung, ebenso wie bei der farbigen Auszeichnung einzelner oder auch aller Adern in bestimmten Farbmustern. An der Entwicklung des peripheren Nervensystems der Wirbeltiere ist dies Problem bereits eingehend

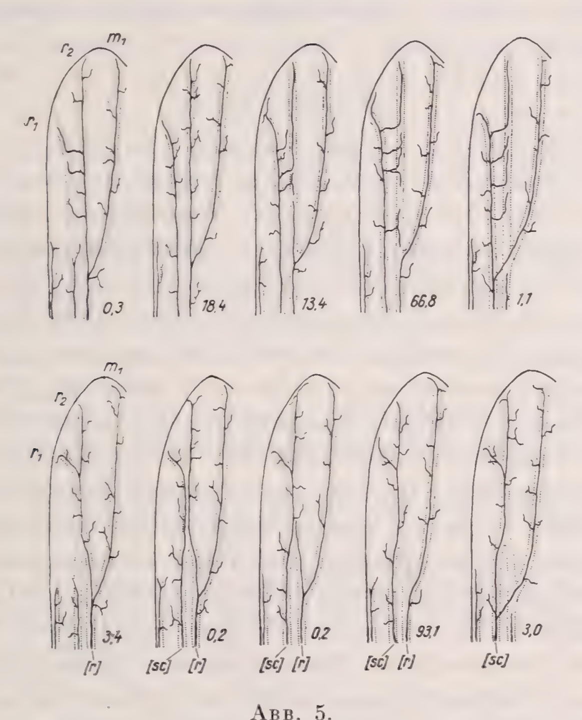


Abb. 5.

Variationsreihen des sekundären Tracheensystems im vorderen Teil des Hinterflügels von *Ephestia*, oben bei getrenntem Verlauf, unten bei Verschmelzung der Radiusaderäste r_1 und r_2; halbschematisch. Die einfachen Buchstaben bezeichnen Ader-, die eingeklammerten Tracheenäste. Eingetragen sind oben die prozentualen Häufigkeiten der Variationen des Tracheensystems bei 380 Individuen aus Stamm J mit völlig unverschmolzenen Aderästen, unten die bei 438 Individuen aus Stamm P mit maximaler Aderverschmelzung.

experimentell studiert worden, dagegen wissen wir über die Entwicklungsphysiologie der Nervenversorgung des Insektenflügels noch nichts, über die Gliederung seiner Tracheensysteme nur wenig.

Nur eine Grundtatsache sei hier hervorgehoben (19). Die Gliederung, mindestens des sekundären Tracheensystems von *Ephestia*, vollzieht sich nicht

ausschliesslich als abhängiger sondern zum Teil auch als autonomer Vorgang. Zunächst scheinen unterschiedliche Grade der Verzweigungstendenz zwischen den in verschiedene Flügelgebiete eintretenden Tracheenstämmen eine Rolle zu spielen. Ein weiterer wesentlicher Faktor bei der Festlegung des sekundären Tracheenmusters äussert sich aber in einer gegenseitigen Abhängigkeit zwischen den einzelnen Tracheenästen. Auf dem Hinterflügel von *Ephestia* können bestimmte Lakunen von Fall zu Fall durch verschiedene sekundäre Tracheenstämme besetzt werden. Die Variabilität der Besetzung der verschiedenen Lakunen ist teilweise erblich bedingt. Ihre genaue Untersuchung zeigt, dass die sämtlichen Variationen der beiden für die Besetzung des fraglichen Adergebietes in Betracht kommenden Tracheenstämme sich in eine Reihe ordnen, in welcher der eine Tracheenstamm mit seinen Verzweigungen den anderen schrittweise verdrängt (Abb. 5). Der Eintritt einer der beiden Tracheen in eine bestimmte Lakune schliesst im allgemeinen die andere aus. In einem bestimmten Teil des Lakunensystems, in dem zwei Lakunen entweder getrennt nebeneinander verlaufen oder in wechselndem Grad miteinander verschmelzen können, variiert die Tracheenversorgung insofern, als das für eine Verschmelzung in Betracht kommende Gebiet bald nur von einer, bald von beiden Tracheen besetzt wird. Wie durch die in Abb. 5 eingetragenen Häufigkeitswerte für die verschiedenen Typen des Tracheensystems angedeutet, findet sich nun eine Doppelbesetzung umso seltener, je weiter die beiden Adern verschmolzen sind. Diese Gesetzmässigkeiten lassen schliessen, dass die verschiedenen Tracheen sich in einem mit der Entfernung abnehmenden Grad in ihrer Ausbildung gegenseitig hemmen. In diesem Prinzip zusammen mit einer vielleicht nur diffusen unterschiedlichen Verzweigungstendenz der einzelnen Tracheenstämme ist die autonome Komponente der Gliederung des sekundären Tracheensystems möglicherweise bereits vollständig erfasst.

Die Herstellung einer Gliederung durch sekundäres Eindringen einer Gewebeart in eine andere ursprünglich getrennte ist nicht auf solche Fälle wie die Nerven- oder Tracheenversorgung einzelner Organe beschränkt. Sie kommt auch bei der Farbmusterbildung der Wirbeltiere vor, etwa bei dem Einwandern der Pigmentzellen aus der Ganglienleiste in die Körperwand während der Frühentwicklung

der Amphibien (20). Auch hier sind autonome und abhängige Entwicklung miteinander verknüpft. Die Entwicklungsphysiologie ist sicher ein weites Feld, aber es ist erstaunlich und ermunternd zu sehen, wie man an seinen entlegensten Stellen doch immer wieder auf vergleichbare Grundvorgänge stösst.

LITERATUR.

(1) S. Y. Ma, Roux' Archiv *142*, 508 (1943). — K. Henke, E. Schatz und H. Schwenk, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. *1946*, 5.
(2) K. Henke, Naturwiss. *34*, 149, 180 (1947).
(3) C. H. Waddington, Proc. Nat. Acad. Sci. USA *25*, 299 (1939). — J. Genet. *41*, 75 (1940).
(4) K. Henke, Nova Acta Leopoldina, Halle, N. F. *4*, 1. Nr. 18 (1936).
(5) K. Henke und G. Kruse, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. *1941*, 138.
(6) A. Kühn und M. v. Engelhardt, Roux' Archiv. *130*, 660 (1933). — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. N. F. Fachgr. VI, *2*, 171 (1936).
(7) K. Henke, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math. Phys. Kl. *1943*, 1.
(8) K. Henke, Biol. Zbl. *64*, 98 (1944).
(9) K. Henke, Roux' Archiv *128*, 15 (1933).
(10) K. Henke, Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung II. Über die Entstehung von Differenzierungsmustern. Naturwiss (im Druck).
(11) K. Henke, Biol. Zbl. *53*, 165 (1933).
(12) K. Henke, Biol. Zbl. *65*, 120 (1946).
(13) H. Piepho, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Kl. *1947*, 27. — H. Querner, Untersuchungen über die Flügelform der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Z., insbesondere den Faktor *kfl* (kurzflügelig). Biol. Zbl. (im Druck).
(14) M. Stossberg, Z. Morph. Ökol. Tiere *34*, 173 (1938).
(15) E. Bünning und H. Sagromsky, Naturwiss. *34*, 191 (1947).
(16) F. Bernard, Suppl. Bull. Biol. France Belgique *23*, 1 (1937).
(17) V. B. Wigglesworth, J. exp. Biol. *17*, 180 (1940).
(18) K. Henke, Nachr. Akad. Wiss. Göttingen, Math. Phys. Kl. *1945*, 20
(19) W. Köhler, Biol. Zbl. *60*, 348 (1940). — K. Henke und Ch. Berhorn, Z. Naturforschg. *1*, 523 (1946).
(20) F. Baltzer, Rev. Suisse de Zool. *48*, 413 (1941). — Arch. Jul. Klaus-Stiftung *18*, 664 (1943). — S. Rosin, Rev. Suisse de Zool. *50*, 485 (1943). — V. C. Twitty und D. Bodenstein, J. exp. Zool. *95*, 213 (1944).

Nº 24. **Hans Steiner,** Zürich. — Einige tiergeographische Aspekte zur Frage der modifikatorischen oder genotypischen Differenzierung der Coregonen in den Gewässern des Alpennordrandes. Mit 1 Abb. und 2 Karten im Text.

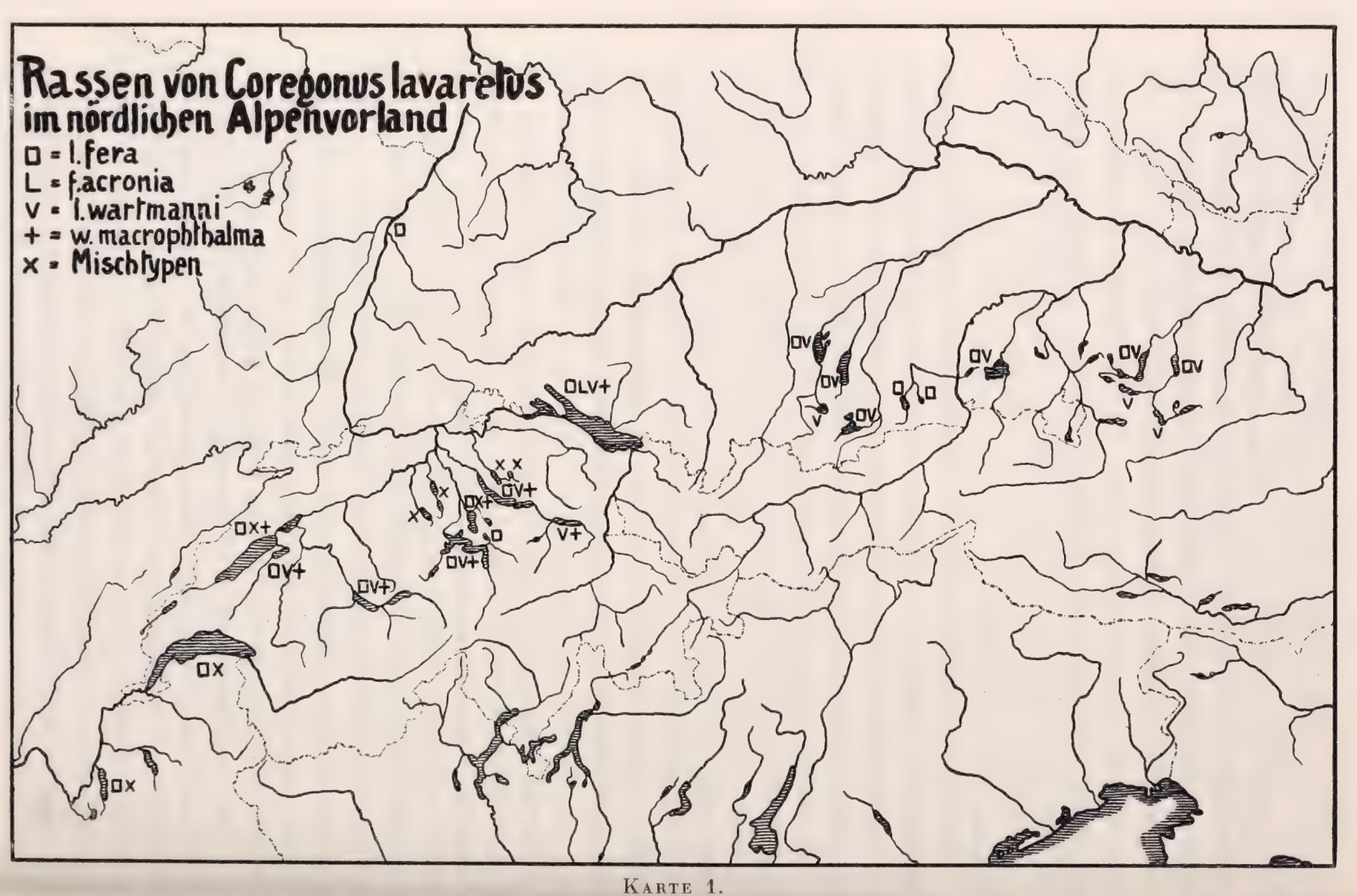
Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Systematisch schwierig zu beurteilende Gruppen deuten auf das Vorliegen besonderer Verhältnisse hin. So undankbar zunächst die Beschäftigung mit ihnen erscheint, reizen die durch sie gestellten Probleme immer wieder dazu an durch neue Untersuchungen und Auswertung neuer Erkenntnisse ihrer Lösung näher zu kommen. Eine solche schwierige Gruppe bilden seit jeher die Salmoniden, insbesondere ihre Felchengattung *Coregonus*. Nachdem in letzter Zeit von verschiedener Seite aus das „Artenproblem" innerhalb dieser, besonders für die Randseen des Alpennordfusses eigentümlichen Gattung von Süsswasserfischen erneut in Angriff genommen wurde (Wagler, Steinmann), mögen nachfolgend einige tiergeographische Überlegungen zum ganzen Fragenkomplex bekannt gegeben werden.

Zunächst ist zu sagen, dass vom zoogeographischen Gesichtspunkte aus die Frage nach der Entstehung neuer Arten und damit im Zusammenhang nach ihrer systematischen Bewertung in erster Linie eine Angelegenheit der wirksamen Isolationsmechanismen ist, in zweiter Linie eine solche stattgefundener Anpassungen (Oekologismen) und ihrer Verursachung. Die wirksamste Isolation ist die räumliche, geographische Trennung; sie führt zur systematisch einwandfreien Rassendifferenzierung (geographische Subspeziesbildung) und, genügende Zeit vorausgesetzt, zur eigentlichen Speziesbildung. Es handelt sich hierbei auch stets um das Auftreten genotypischer und durch die Selektion fixierter neuer Merkmale. Sehr viel schwieriger wird die Beurteilung der Bildung neuer Arten, wenn die geographische Isolation fehlt, wobei jedoch daran zu erinnern ist, dass auch bei den meisten der bisher nachgewiesenen übrigen sog. ökologischen oder biologischen Isolationsmechanismen eine räumliche Trennung neuerstehender Rassen durch ihre diver-

gierenden Anpassungstendenzen eingeleitet wird. Einzig bei geschlechtlicher und genetischer Isolation (Bastardsterilität) fehlt, wenigstens in der Initialzeit, die räumliche Trennung vollständig. Es ist deshalb sehr fraglich, ob sie für sich allein, ohne gleichzeitige oder nachfolgende somatische Mutationen von selektiver Bedeutung, zur Entstehung neuer Rassen und Arten führen können. Denn dies würde bedeuten, dass in ein und demselben Lebensraume (Biotope) zwei oder gar mehrere, einander vollkommen gleichwertige Arten aus einer Ursprungsart entstehen können (sog. sympatrische Artbildung nach E. MAYR), wofür einwandfreie Beispiele bis heute fehlen.

Wie lassen sich diese Probleme nun mit Bezug auf die Coregonen darstellen ? Wenn es in jedem See nur eine einzige Form eines Felchens gäbe, wäre dies ein klassisches Beispiel für die Wirksamkeit der geographischen Isolation, wobei es dem Ermessen jedes Einzelnen überlassen bleiben könnte, ob er von verschiedenen Rassen oder Arten in den verschiedenen Seebecken sprechen möchte. Nun aber verhält es sich so, dass in den meisten grösseren Seen mindestens zwei, manchmal auch mehr „Rassen" oder „Arten" vorkommen (Karte 1). Ihr Nachweis und die Frage nach ihrer Entstehung bilden den Kern der sog. Coregonenfrage. Wenn in den ersten Zeiten der systematischen Durchforschung die älteren Autoren nur zu geneigt gewesen sind, jede abweichende Form jedes Gewässers als gute „Art" zu klassifizieren, gehen die Ansichten der neueren Forscher eher dahin, nur einige wenige Stammformen oder Grundtypen anzuerkennen (FATIO, WAGLER), wobei in allerneuester Zeit immer mehr darauf hingewiesen wird, dass zwischen diesen Grundtypen Übergänge existieren, welche ihre Unterscheidung illusorisch machen (STEINMANN). Damit im Zusammenhang stehen die verschiedenen Auffassungen, welche die Betreffenden über die Entstehung der verschiedenen Felchenformen vertreten: gute Arten einerseits oder andererseits lediglich Anpassungsformen (Oekotypen) ein und derselben Art. Im Besonderen unterscheidet WAGLER in Anlehnung an FATIO und unter spezieller Berücksichtigung der Verhältnisse im Bodensee vier verschiedene Arten: 1. *Coregonus fera* (Sandfelchen), 2. *C. acronius* (Kilch), 3. *C. wartmanni* (Blaufelchen) und 4. *C. macrophthalmus* (Gangfisch), während STEINMANN nur eine einzige Felchenart *C. lavaretus* anerkennt, von welcher die in jedem See in konvergenter Entwicklung unter Ausnützung



KARTE 1.

Verbreitung der Felchen in den Seen des Alpennordrandes. (Kartenunterlage Schweiz. Mittelschulatlas).

der verschiedenen Biotope entstandenen und unter den verschiedensten Bezeichnungen (Sandfelchen, Balchen, Kropfer, Blaufelchen, Albeli, Gangfische, etc.) unterschiedenen Anpassungsformen abzuleiten sind. Im Einzelnen kann hier auf die Ansichten, welche über die Entstehung entweder der guten Arten oder der Biotypen entwickelt wurden, nicht näher eingetreten werden. Es sei lediglich hervorgehoben, dass auch Steinmann, obwohl er eine von einander unabhängige konvergente Entwicklung der verschiedenen Anpassungstypen in den verschiedenen Seebecken annimmt, dieselben nicht blos als modifikatorische Anpassungsformen bezeichnet, sondern als durch besondere Isolationsmechanismen (Schwarmbildung, Verzwergung) genotypisch verankerte Rassen. Eine Entscheidung darüber, welche Ansicht den tatsächlichen Verhältnissen eher entspricht, ist heute noch kaum zu fällen, da viele Fragen weiterer Abklärung bedürfen.

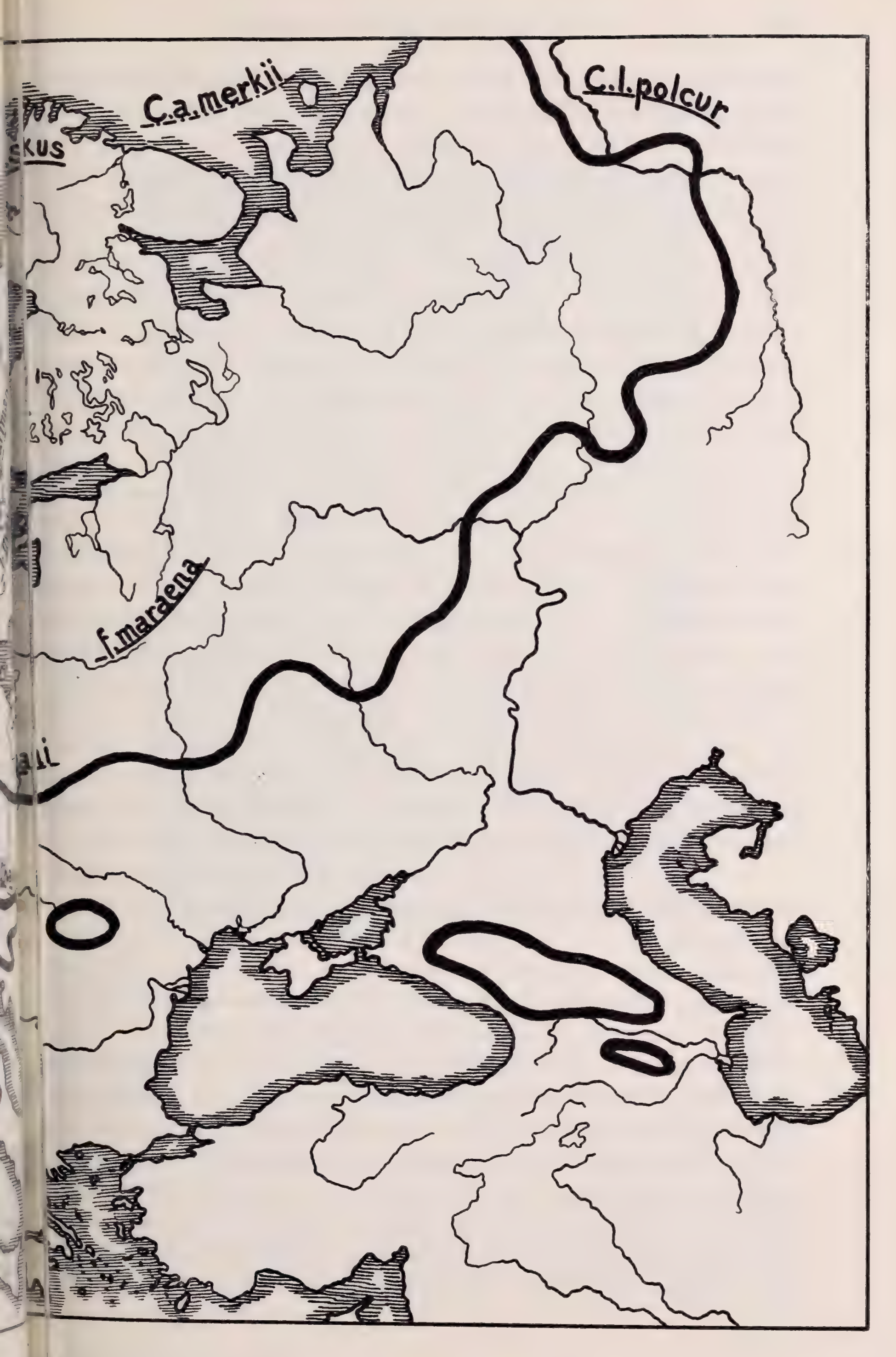
So sei z. B. darauf hingewiesen, dass, wenn schon für eine konvergente körperliche Merkmalsbildung die Anpassung an bestimmte Lebensbezirke eine plausible Erklärung geben kann, diese bei anderen Eigenschaften versagt, weil die betreffenden Felchenformen in manchen anderen Merkmalen (z. B. temporäre Wanderungen, Laichort und Laichzeit) durchaus keine konvergente Übereinstimmung aufweisen. Merkwürdig und mit der Annahme der Entwicklung konvergenter Formen nicht ohne weiteres in Übereinstimmung zu bringen ist die Tatsache, dass nicht in allen Seen, auch nicht in den grossen und grössten, deren Biotope einander doch weitgehendst entsprechen, die gleichen und gleichvielen Felchenformen vorkommen (vgl. Karte 1). Dagegen scheint durchgehendst das Auftreten von zwei Typen nachgewiesen zu sein: ein Bodenfelchentypus, mit den Ernährungsmerkmalen (unterständiges Maul, geringere Kiemenreusendornen) und Laichgewohnheiten (am flachen Ufer) der Sandfelchen und ein Schwebfelchentypus mit den entsprechenden Merkmalen des Blaufelchens (Planktonfresser, endständiges Maul, grössere Anzahl von Kiemenreusendornen, Freiwasserlaicher). Eigentümlich ist ferner, dass, wenn wir die gesamte Verbreitung der Felchen in den Seen des Alpennordrandes betrachten, gerade nur in den zum Rhein gehörenden Seen mehr als zwei Typen auftreten, während in der westlichen Randzone (Genfersee u. Lac de Bourget) und in dem östlichen Verbreitungsbezirk (österreichisch-bayrische Seen) nur die erwähnten zwei Formen vorzukommen

scheinen. In kleineren Seen kommt immer, wenn überhaupt, nur eine Felchenform vor; sie weist meistens Charakterzüge der beiden erwähnten Typen auf, so dass an einen durch Verbastardierung derselben erzeugten Mischtypus erinnert wird. Doch auch in den grösseren Seen, namentlich der beiden Randbezirke, besitzt eine der beiden vorkommenden Felchenformen häufig einen Mischcharakter (z. B. die Gravenche des Genfersees und *C. steindachneri* des Traunsees). Da eine genetische Isolation der verschiedenen Felchenformen noch keineswegs besteht, lassen gerade diese Erscheinungen an das ursprüngliche Vorkommen und Einwandern zweier verschiedener Felchenformen denken, welche in dem eingeengten Lebensraum kleinerer Seen nebeneinander nicht bestehen konnten und wegen der fehlenden räumlichen und biologischen Isolation zu Mischtypen verschmolzen.

Vom zoogeographischen Gesichtspunkt aus drängt sich damit eher die Deutung auf, dass die Mannigfaltigkeit der Felchenformen in den Gewässern des Alpennordrandes auf zunächst zwei genotypisch verschiedene Grundtypen zurückgeführt werden kann, welche allerdings einander so nahe stehen, dass ihre artliche Trennung kaum gerechtfertigt erscheint. Wenn wir noch einen Blick auf das übrige Verbreitungsgebiet der Coregonen in Europa werfen (Karte 2), dann fällt auf, dass wir dem Typus des Sandfelchens im Norden wieder begegnen, sogar in der ursprünglichsten Form des aus dem Meere einwandernden anadromen Wanderfelchens *C. lavaretus*, das nun durch geographische Isolation heute im Meere deutlich verschiedene Rassen entwickelt hat (*oxyrhynchus*, *lavaretus*, *sikus*, *polcur*, weitere Rassen in Sibirien und Nord-Amerika). Stationär geworden in den nordeuropäischen Seen hat es die Rasse der grossen Maräne entwickelt. Daneben findet sich von England über die norddeutsche Seenplatte bis nach Skandinavien aber auch der Blaufelchentypus und endlich, abweichend von den Alpenseen, ein dritter, sehr gut charakterisierter Typus mit oberständigem Maul und sehr hoher Anzahl von Kiemenreusendornen, die kleine Maräne *C. albula*, welche circumpolar wiederum als anadromer Wanderfisch in Erscheinung tritt. Sie stellt unverkennbar eine Weiterdifferenzierung des Schwebfelchentypus dar, dessen Merkmale nunmehr gegenüber *C. lavaretus* so gegensätzlich entwickelt sind, dass der Rassenkreis von *C. albula* sogar zum Rang einer besonderen Unter-Gattung *Argyrosoma* erhoben worden ist. Und



Verbreitung des Rassenkr
(Kartenunter
——— l. lavaretus ;



eg us lavaretus L. in Europa.
M telschulatlas).
tr nni ; —·—·— albula .

sind, soll zum Schluss noch am Habitus ihrer eben geschlüpften Jungen gezeigt werden (Abb. 1). Von den drei heute im Zürichsee

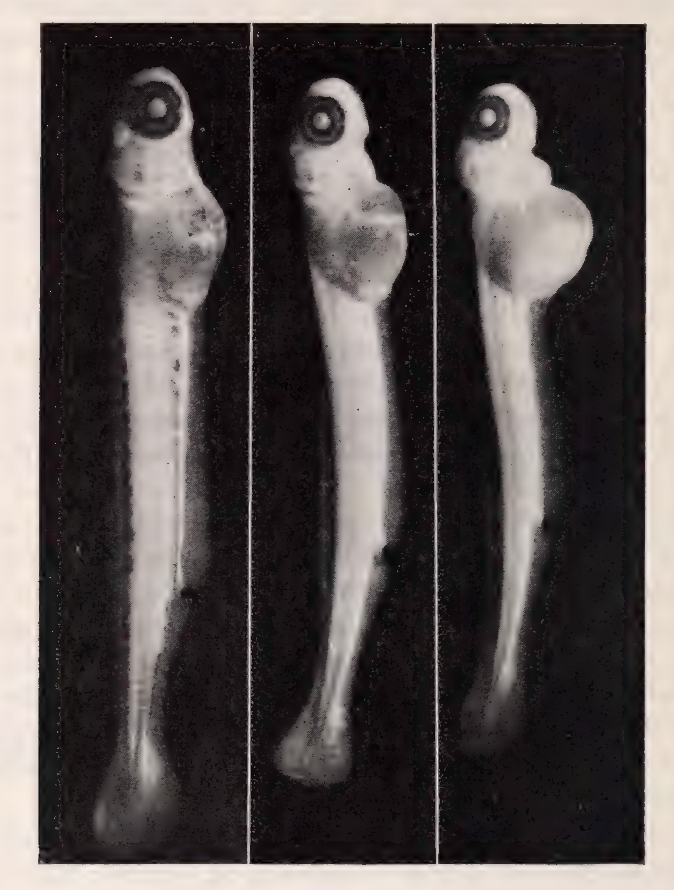


Abb. 1.
Frischgeschlüpfte Jungfische der drei Zürichsee-Felchenrassen.
links: Sandblaulig *(C. l. duplex)*.
mitte: Albeli *(C. l. maraenoides)*.
rechts: Blalig *(C. l. dolosus)*.

unterscheidbaren Felchenformen, welche dem Typus des Sandfelchens (Sandblaulig), Schwebfelchens (Albeli) und Gangfisches (Blalig) entsprechen, zeigen die frischgeschlüpften Jungfische folgende Unterschiede [1]:

[1] Das Untersuchungsmaterial wurde von der Fischbrutanstalt in Stäfa zur Verfügung gestellt. Ihrem Verwalter, Herrn Studer, sei für seine Hilfe bestens gedankt.

Nomenklatur nach FATIO	Körpergrösse in mm	Pigmentierung	Dottersack	Augengrösse in % d. Kopflänge
Sandblaulig *(C. duplex)*	10-12	stark	länglich rel. klein	unter 48%
Albeli *(C. maraenoides)*	9-9,5	fehlt	rundlich grösser	über 50%
Blalig *(C. dolosus)*	8-9	in Spuren	rundlich noch grösser	über 54%

Deutlich ist zu erkennen, dass zwei verschiedene Jungfisch-Typen vorliegen, ein Sandfelchentypus, wie er auch von *C. lavaretus oxyrhynchus* durch SUNDEVALL abgebildet worden ist (s. PAPPENHEIM, Pisces in Süsswasserfauna Deutschlands v. BRAUER 1909) und ein Blaufelchentypus, dem auch die Gangfischfelchenrasse angehört. Die Unterschiede sind so gross, dass frischgeschlüpfte Sandfelchen leicht von ebensolchen Albeli unterschieden werden können, wie ja auch der Laich der beiden Typen nach Grösse und Farbe auffällig verschieden ist. Unmöglich können auf diesen Jugendstadien solche Unterschiede als blosse Modifikationen gedeutet werden. Sie weisen vielmehr auf bereits ziemlich weit fortgeschrittene genotypische Differenzierungen hin, die subspezifischen Rassencharakter sicher schon erreicht haben.

LITERATUR.

390. FATIO, V. *Poissons. Faune des Vertébrés de la Suisse.* Vol. V.
366. GUENTHER, A. *Catalogue of Fishes.* Brit. Mus.
386. —— *Handbuch der Ichthyologie.*
924. HESSE, R. *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage.*
915. LOENNBERG, E. Sveriges Ryggradsdjur III.
942. MAYR, E. *Systematics and the Origin of Species.* N. Y.
930. STEINMANN, P. *Fische der Schweiz.* Aarau.
941. —— *Neue Probleme der Salmonidensystematik.* Rev. Suisse Zool. 48.
947. —— *Die Enstehung der Felchenrassen und die dabei wirksamen Isolationsmechanismen.* Arch. Jul. Klaus-Stift. Vererbf. 22.
909. VOGT, C. und B. HOFER. *Süsswasserfische von Mittel-Europa* von W. GROTE.

1937. Wagler, E. *Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes II. Die Systematik der Voralpencoregonen.* Int. Rev. Hydrobiol. 35.
1945. Zeuner, Fred. E. *The Pleistocen Period, its Climate, Chronology and Faunal Successions.* Publ. Ray Soc. London 130.

(Herr Prof. Dr. P. Steinmann in Aarau hatte die Freundlichkeit mir die Manuskripte seiner neuesten Coregonenarbeiten (Felchenmonographie, Fischkunde der Schweiz), welche nächstens zur Publikation gelangen werden, zur Einsichtnahme zu zusenden, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.)

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 347
Tome 55, nº 25 — Septembre 1948

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich

Die Farbvarietäten der grossen Wegschnecke, *Arion empiricorum* Fér., und deren Abhängigkeit von den Umweltbedingungen

(Versuch einer oekologischen Synthese)

von

Rolf ALBONICO

Mit 20 Textabbildungen und 4 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

VORWORT

Es liegt im Charakter meiner Arbeit begründet, dass ich vielen Stellen zu Dank verpflichtet bin. Diesen Dank leiste ich umso lieber, als ich ohne vielseitige Unterstützung die Arbeit gar nicht mit Erfolg hätte durchführen können. Neben die eigentliche wissenschaftliche Anregung und Mitarbeit tritt die Mithilfe eines weiteren Kreises von Leuten, die mir vor allem die Durchführung der Versuche im Freien ermöglichten.

An erster Stelle gebührt mein Dank Herrn Professor Dr. H. Steiner, Zoologisch-vergleichend anatomisches Institut der Universität Zürich, der mir das Thema gestellt und die ersten praktischen Hinweise gegeben hat, mich fortwährend beriet und unterstützte und vor allem die im Institut durchgeführten Versuche (Luftdruck- und Feuchtigkeitsversuch) überwachte und ihnen zum Gelingen verhalf.

Ferner danke ich Herrn Professor Dr. E. Hadorn, Direktor des Zoologisch-vergleichend anatomischen Institutes der Universität Zürich. Er stellte mir alle Hilfsmittel des Institutes zur Verfügung

und förderte meine Untersuchungen durch die Anschaffung der erforderlichen Apparaturen wesentlich.

Auch meiner Frau möchte ich an dieser Stelle danken. Sie war von Anfang an bis zum Schlusse meine eigentliche Mitarbeiterin. Sie begleitete mich z. B. fast ausnahmslos auf allen Gängen im Untersuchungsgebiet, war mir behilflich bei der Durchführung der anspruchsvollen Zuchtversuche in der Wohnung und vertrat mich während meiner wiederholten Abwesenheit im Militärdienst, bzw. während eines Spitalaufenthaltes.

Den Herren Dr. E. Walter vom physikalischen Institut der Universität und Prof. Dr. W. Weber von der EMPA St.Gallen danke ich für die Mithilfe bei Versuchen. Dr. Walter lieferte und richtete ein die Apparatur für den Luftdruckversuch im Institut; Prof. Dr. Weber stellte mir den Folien-Kolorimeter zur Bestimmung des pH-Wertes des Bodens zur Verfügung, bzw. führte in seinem Laboratorium die Kontrollmessungen durch.

Eine recht heikle Arbeit leistete Herr Julius Aichinger, Präparator am Zoologischen Museum, mit der Anfertigung der fotografischen Aufnahmen der lebenden Schnecken. Da es äusserst schwierig war, die Tiere möglichst ausgestreckt aber unbeweglich zu halten, wurde das Fotografieren zu einer ausgesprochenen Geduldsprobe. Ich danke Herrn Aichinger für das bewiesene Geschick und für seine Arbeit.

Herr Prof. H. Bächler, St. Gallen, beriet mich bei der Auswahl meines Untersuchungsgebietes, sodass ich in einem mir vorher unbekannten Gebiet eine sehr günstige „Piste" fand.

Einen Gesamtdank richte ich an den Bezirksförster von Eichberg, an die Besitzer der Grundstücke, auf denen ich die Zuchtkasten anlegen durfte, sowie an die Alphirten auf Alp Bildstein. Alle zeigten in grosszügiger Art und Weise in vielen kleinen Dingen verständnisvolles Entgegenkommen und haben damit teil am Gelingen der wichtigen Versuche im Freien.

Meine Arbeit wurde dadurch stark erleichtert, dass mir eine Militärbaracke, die mitten auf meiner Piste stand, vom Geniechef der Gz. Br. 8, bzw. vom Chef des Armee-Barackendepots St. Margrethen, Herrn Oblt. P. Welti, zur freien Benützung und zur Magazinierung von Material und Geräten zur Verfügung gestellt wurde. Ich danke diesen militärischen Instanzen für ihr Verständnis.

A. EINLEITUNG

Eine häufige Erscheinung in der Tierwelt ist das Vorkommen von Farbvarietäten bei ein und derselben Art in Abhängigkeit von ihrem Standorte. Bekanntlich hat seinerzeit GLOGER (1833) erstmals für die Vögel eine klimaparallele Aenderung der Pigmentausbildung nachgewiesen, auf Grund welcher die GLOGERsche Regel aufgestellt wurde (RENSCH, 1936 und 1938). Recht auffällig ist das Vorkommen von dunklen Farbvarietäten in höheren Berglagen, wie z.B. beim Eichhörnchen (LÜHRING, 1928), bei Fledermäusen, bei Spitz- und Wühlmäusen, bei Vögeln, bei der Kreuzotter und beim Alpensalamander, bei vielen Insekten, vor allem Schmetterlingen und Käfern (HANDSCHIN, 1925), bei Planarien und auch bei Schnecken (GEYER, 1927). Unter letzteren ist besonders die grosse Wegschnecke, *Arion empiricorum*, zu erwähnen, welche bekanntlich in einer orangeroten, einer braunen und einer schwarzen Varietät vorkommt.

Ueber die Ursache dieser Erscheinung ist relativ noch wenig bekannt geworden, vor allem noch nicht mit Bezug auf die Bedingungen des Standortes. Auch die vereinzelten diesbezüglichen Untersuchungen haben keine eindeutige Erklärung gebracht.

Auf diese Situation machte mich Prof. Steiner aufmerksam, und er ermunterte mich, das Problem speziell mit Bezug auf die grosse Wegschnecke erneut aufzugreifen.

Beim Studium der Literatur bin ich immer wieder auf Mängel gestossen, die sich aus der Untersuchungsmethode ergaben. Wohl waren die einzelnen Färbungsexperimente mehr oder weniger gründlich und exakt durchgeführt worden; aber irgendwie haftete allen der Mangel des Laboratoriumsversuches an. Ich entschloss mich deshalb, bei meinen Untersuchungen neue Wege zu gehen: das Schwergewicht legte ich auf Beobachtungen und Experimente im Freien und versuchte die letzteren so zu gestalten, dass die natürlichen Lebensbedingungen der Schnecken dabei möglichst keine Aenderung erfuhren. Doch wurden einige Laboratoriums-, bzw. „Haus"-Versuche zur Ergänzung und Kontrolle der im Freien erhaltenen Resultate durchgeführt.

B. VORAUSSETZUNGEN

1. Allgemeines zur Farbe des Untersuchungsobjekts « Arion empiricorum ».

Arion empiricorum dürfte am meisten bekannt sein in seiner braunen oder rotbraunen Färbungsvarietät, etwas weniger in der orangeroten (oder ziegelroten) und am wenigsten in seiner schwarzen. Diese Reihenfolge entspricht der Häufigkeit des zufälligen Antreffens der Schnecke bei Wanderungen durch das

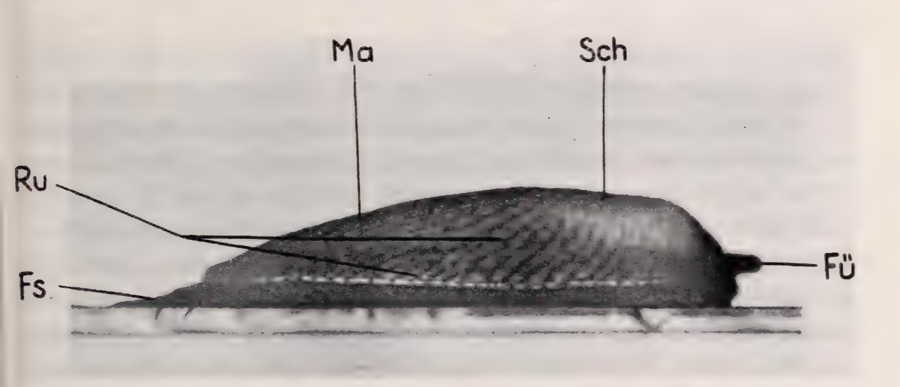


Abb. 1.

Das Untersuchungsobjekt „*Arion empiricorum* Fér.": Schild (Sch) = stark gekörnelt; Runzeln (Ru) = hoch, scharf gekielt; Fussaum (Fs) = quer gerunzelt; Farbe:

	orangerote Varietät „*rufus*"	schwarze Varietät „*ater*"
Körper:	kein Melanin	Melanin in diffus verteilten Melanophoren
	rotes/gelbes Pigment in Farb- (Schleim-) drüsen, verteilt in der Cutis von Mantel (Ma) und Schild (Sch)	
Fühler (Fü):	hell (hellila bis dunkellila)	dunkel (sepiafarbig bis schwarz)
Fussaum (Fs):	rot mit schwarzen Querstrichen	

Gelände unseres schweizerischen Mittellandes. Ich erwähne hier schon, und möchte diesen Umstand hervorheben, dass die genannten drei Farbvarietäten auf keinen Fall genau getrennt werden können. Bei meinen ausgiebigen Befundaufnahmen habe ich alle nur denkbaren Farbabstufungen angetroffen vom leuchtendsten Orangerot über alle möglichen Braunstufen bis zum eigentlichen Schwarz.

Es sind also ausgesprochene Uebergänge vorhanden zwischen meinen „Nenn"-farben Orangerot, Braun und Schwarz. Einzeln betrachtet mag es wohl nicht allzu schwer sein, eine Schnecke der betreffenden Farbe zuzuweisen; vergleicht man hingegen ähnlich gefärbte miteinander, so kann man oft nur willkürlich sich zu der „Nenn"-farbe entscheiden. Dieser Umstand ist von Bedeutung bei der Auswahl von Elterntieren zu Zuchtversuchen, da er dafür spricht, dass schon unter natürlichen Verhältnissen eine gewisse Variationsbreite besteht und von z. B. rotbraunen oder braunschwarzen Elterntieren sowohl hellere als auch dunklere Nachkommen zu erwarten sind.

2. Die Varietäten « rufus - ater ».

In der Literatur findet man die Färbungsextreme orangerot und schwarz mit „*rufus*" und „*ater*" als besondere Varietäten von *Arion empiricorum* bezeichnet (vergl. Abbildung 1). So versteht z. B. Künkel (1916) unter „*rufus*" seine in einem Walde gefundenen hellroten und braunen Exemplare, während er mit „*ater*" die an einem andern Ort gefundenen schwarzen Schnecken bezeichnet. Diese Unterscheidung trifft auch Louise Marenbach (1939/40), wenn sie bei „*rufus*" die für die rote Farbe massgebenden Drüsen über den ganzen Körper verteilt vorfindet, bei „*ater*" hingegen diese Drüsen nur vereinzelt am Fussaum beobachten kann. Geyer (1927) hingegen schreibt — als einziger — unter *Arion empiricorum:* „... bei ausgewachsenen Tieren rot (*rufus* L.), braun oder schwarz (*ater* L.)...". Aus dieser verschiedenen Auffassung erhellt eine gewisse Unsicherheit, der wohl die in Wirklichkeit durchgehende, oben schon erwähnte, Farbskala zugrunde liegt. Wenn ich in meinen eigenen Ausführungen der Einfachheit halber ebenfalls nur von orangeroten, braunen und schwarzen Farbvarietäten spreche, so handelt es sich dabei nach meiner Auffassung jedoch nicht um spezifische Artunterschiede, denn bei allen meinen Befunden, deren Zahl in die Hunderte geht, konnte ich zwischen diesen Varietäten keine anderen körperlichen Unterschiede als solche der Farbe feststellen.

Es mag angezeigt sein, mit ein paar Worten auf die histologischen Tatsachen hinzuweisen. Aus der Literatur über die bisherigen Befunde entnehme ich, dass *Arion empiricorum* in der Cutis

gelbrote Farbdrüsen mit rotem/gelbem Pigment besitzt, nach SEMPER neben den Schleimdrüsen, nach MARENBACH in den Schleimdrüsen. Daneben kann schwarzes Pigment vorkommen, ein Melanin, in diffus verteilten Chromatophoren (Melanophoren).

3. Vorkommen der Farbvarietäten in der Schweiz.

In der Literatur findet sich bei GEYER (1927) eine Angabe über die geographische Verbreitung von *Arion empiricorum*. Danach kommt diese Schnecke allgemein vor in Mittel- und Westeuropa von Portugal bis Ostdeutschland und von den Apuaner Alpen nach Island und Norwegen (70° n. Br.). Ausdrücklich erwähnt der Autor, dass die schwarze Varietät *ater* „ausschliesslich oder vorherrschend" im Norden und Nordwesten (britische Inseln, Dänemark, Skandinavien, Norddeutschland), und „im Süden zersprengt" vorkomme, die rote Varietät *rufus* hingegen „auf grösseren Strecken allein im Zentrum und im Süden", zu finden sei.

Ueber das Vorkommen von *Arion empiricorum* in der Schweiz orientiert, wenn auch vorwiegend im Gebiete der welschen Schweiz, eine Zusammenstellung nach Kantonen von MERMOD (1930). Leider wird darin die Färbung der einzelnen Funde nicht besonders erwähnt; doch ist die zusammenfassende, nachfolgend im Wortlaut zitierte Feststellung sehr wertvoll: „Parmi les très nombreuses variétés de couleur, il semble que d'une façon générale l'*Arion* rouge habite plutôt les régions basses et chaudes tandis que l'*Arion* noir préfère les régions plus froides et montagneuses. Entre la variété

TABELLE 1.

Vorkommen von Farbvarietäten von *Arion empiricorum* in der Schweiz.

Fundort (zusammengestellt nach der geographischen Lage Nord-Süd)	Nähere Bezeichnung der Fundstelle (Art der Unterlage)	Höhe ü. M. in m	Farbe (ausgefärbte Tiere)
Tayngen (Schaffhausen)	Wiesengelände, offenes, auf Höhenrücken (Gras)	500	schokbr.
Weiach (Zürich)	Mischwald östl. Weiach (Waldboden, trockenes Laub)	400-500	rotbr. orrot. schokbr.
Bülach	Laubwald am Höriberg (Waldboden, Laub)	450	rotbr. schokbr. orrot.

Fundort (zusammengestellt nach der geographischen Lage: Nord-Süd)	Nähere Bezeichnung der Fundstelle (Art der Unterlage)	Höhe ü. M. in m	Farbe (ausgefärbte Tiere)
Rorschach	Mischwald am Rorschacherberg (Waldboden, Gras)	700-800	schokbr. rotbr. orrot.
St. Gallen	Sittertobel, Wiesenböschung am Ufer der Sitter (Gras, Kräuter, Moos)	600	schokbr. rotbr.
St. Gallen	Dreiweiher, Weg neben Wiese, (sandiger Boden, Gras)	760	schokbr. dbr.
Eichberg (St. Galler Rheintal)	Wiesland vor dem Dorf (Gras)	470	schokbr.
Aussenwald (zwischen Eichberg und Fähnern)	Mischwald (Waldboden)	500-900	schokbr. orrot. rotbr. dbr.
Alp Bildstein (Fähnern)	Alpweide (Gras)	1200	schwarz brschw. dbr.
Zürich	Mischwälder am Hange des Zürichbergs (Waldwege und -strassen)	550-650	rotbr. orrot.
Zürich	Eierbrecht – Witikon (Wiesen, Gärten)	550-650	schokbr. dbr.
Zürich	Nähe Balgrist (Forchstrasse) (Waldboden)	500	orrot.
Zürich – Unt. Engstringen	Mischwald Nähe Dorf (Waldboden)	500	orrot.
Rüschlikon	Zimmerberg, Nähe Kirche Rüschlikon (Strassenbord, Gras)	500	br.
Thalwil	In Gärten (Gemüse, Kräuter)	480	rotbr.
Seewen-Schwyz	An Wieswegen vor dem Dorf (Gras, Kräuter)	460	br. rotbr.
Ibergereggstrasse	Von Rickenbach an aufwärts (Strasse z. T. durch Wald führend)	600-800	schokbr. rotbr.
Schwyz/Holzegg	Weg zwischen Holzegg und Rickenbach (Wiese, bzw. Waldrand)	900	br. orrot.
Muothatal	Weg: Ibach–Schönenbuch-Steinbrücke (Weg, z. T. durch Wald)	550-600	br.
Vevey	Tal der Veveyse, Mischwald (Waldweglein, Bodenlaub)	400-450	rotbr.
Vevey	Mischwälder zw. rechtem Ufer der Veveyse u. dem Mt. Pélerin (Waldboden)	550-800	rotbr. orrot. nur wenige schokbr.

noire et la rouge on rencontre toutes les nuances et il est sans intérêt d'en donner une liste qui s'allonge à l'infini."

Ihrer Bedeutung halber sei noch eine Bemerkung dieses Verfassers zu den in seiner Liste angeführten Höhenzahlen zitiert: „L'altitude maximale atteinte par l'*Arion empiricorum* est en Valais (d'après PIAGET) de 2200 m à Zinal; la détermination étant peut-être douteuse nous citerons l'altitude maximale moyenne qui est de 1350-1500 m."

Zur Uebersicht meiner eigenen Funde in verschiedenen Gebieten der Schweiz verweise ich auf die beigefügte Tabelle (s. Tabelle 1). Die hier angeführten Beobachtungen machte ich vor und während meinen Versuchen. Auf eine Auswertung der Funde in Bezug auf die Farbe will ich noch nicht eintreten, immerhin an dieser Stelle schon hinweisen auf die weitgehende Uebereinstimmung mit den Befunden meiner „Pisten"-Kontrollen (siehe Seite 375).

4. Bisherige Erklärungsversuche der Farbunterschiede.

In der Literatur finden sich viele Widersprüche zwischen den Ansichten verschiedener Autoren über die Beeinflussung der Färbung durch Milieufaktoren. Diese Ansichten habe ich nach den angeblich beeinflussenden Faktoren nachfolgend zusammengestellt, wobei nur jene Autoren Berücksichtigung gefunden haben, die sich vornehmlich mit dem Verfärbungsproblem bei *Arion empiricorum* befassten. Die Uebersicht gibt folgendes Bild:

Wärme

hemmt	die	Ausbildung	des	schwarzen	Pigments:	SIMROTH.
fördert	„	„	„	„	„	MARENBACH.
„	„	„	„	gelben/roten	„	MARENBACH.
„	„	„	„	„	„	SIMROTH.

Kälte

fördert	die	Ausbildung	des	schwarzen	Pigments:	SIMROTH.
hemmt	„	„	„	„	„	MARENBACH.
„	„	„	„	roten	„	MARENBACH.
„	„	„	„	„	„	SIMROTH.

Gleichmässige mittlere Temperatur

hemmt die Ausbildung des schwarzen Pigments: KÜNKEL.
fördert die Ausbildung des gelben/roten Pigments: KÜNKEL.

Chemische Einflüsse

(Humussäure) hemmen die Ausbildung des gelben/roten Pigments: Künkel.

haben keinen Einfluss auf die Ausbildung von gelbem/rotem Pigment: Marenbach.

(Humussäure hemmt nur die Entwicklung): Marenbach.

Beschaffenheit der Nahrung hat Einfluss auf die Pigmentbildung (vor allem auf die Bildung des gelben/roten Pigments): Marenbach.

In einzelnen äusserten sich die genannten Autoren wie folgt:

Simroth (1885): *a*) Die Färbung wird bedingt lediglich durch Temperatureinflüsse während der Hauptentwicklungsperiode (bei uns von März bis Mai); jeder weitere Einfluss, wenigstens auf das schwarze Pigment, erlischt, sobald auch die Sohle ausgefärbt ist.

b) Wärme hemmt den schwarzen Farbstoff oder bildet ihn zurück; sie begünstigt den roten, selbst noch nach erfolgter Ausfärbung im Schwarz.

c) Kälte wirkt der Wärme entgegengesetzt.

Simroths „Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten" (1885) ist eine umfangreiche Monographie über die Nacktschnecken. Seine Untersuchungen umfassten die verschiedenen Formenkreise, weshalb er die einzelnen Arten nicht im speziellen berücksichtigen konnte, was auch für *Arion empiricorum* zutrifft. Mehr aber noch als dieser Umstand ist ein zweiter dazu angetan, Simroths Resultaten mit Vorbehalt zu begegnen: seine Färbungsversuche mit *Arion empiricorum* (Seite 265 ff.) erstreckten sich stets über kurze Dauer, nämlich durchschnittlich ca. 3 Wochen.

Aus diesen Versuchen leitete Simroth seine Resultate ab, wie ich sie auf Seite 355 zusammengestellt habe. Auch bei Berücksichtigung der zahlreichen zusätzlichen Beobachtungen, die Simroth neben seinen Versuchsergebnissen zur Verfügung standen, sind seine Resultate deshalb zu wenig gut belegt.

Künkel (1916): *a*) Farbe und Zeichnung werden vererbt.

b) Die Farben werden schon während des embryonalen Lebens angelegt; in der Regel aber erst im postembryonalen ausgebildet.

c) Das embryonale Gelb ist eine Vorstufe von Schwarz, also eine Vorstufe von dunklem Pigment.

d) Rosarot ist die Vorstufe von Dunkelrot und Violett, und daraus geht Blau, bzw. Schwarz hervor.

e) Das gelbe, bzw. rote Pigment, das mit dem Schleim entleert wird, entwickelt sich erst im postembryonalen Leben. Auch dieses Pigment wird vererbt, kann aber durch gleichmässige mittlere Temperatur gefördert, durch chemische Einflüsse hingegen unterdrückt werden.

f) Schwarzes Pigment wird durch gleichmässige mittlere Temperatur gehemmt.

Künkels Untersuchungen an *Arion empiricorum*, speziell seine Deutungsversuche der verschiedenen Farben, bilden nur einen kleinen Teil seines Werkes: „Zur Biologie der Lungenschnecken" (1916). Doch hat Künkel — im Gegensatz zu Simroth — sehr langfristige Versuche durchgeführt (Seite 337 ff.), nämlich bis zur 7., bzw. 5. Generation. Leider verwendete Künkel zum Teil erblich nicht einwandfreies Zuchtmaterial. Bei den mit *Arion empiricorum* angestellten Versuchen wurden bei gleichmässiger mittlerer Temperatur von „nicht (von mir gesperrt) reinrassigen, hellroten Stammeltern" in der 6., von tiefschwarzen in der 4. Generation ausschliesslich rotbraune Nachkommen erzielt, so dass auch bei ihm die sonst sehr sorgfältigen Untersuchungen keine eindeutigen Resultate ergeben.

Marenbach (1940): „... wohl aber üben Temperatur und Nahrung eine positive Wirkung aus. Wärme fördert die Melaninbildung und auch die Entwicklung des gelbroten Pigmentes, Kälte hemmt beide. Bei der Ernährung geben der Gehalt an anorganischen Salzen, der Vitaminreichtum (A und C) und die pflanzlichen Farbstoffe (Carotin und Chlorophyll) den Ausschlag. Alle verursachen erhöhte Pigmentbildung, vor allem des gelbroten. Im ganzen gesehen ist der Nahrung der grösste Einfluss zuzuschreiben."

Marenbachs Resultate, so interessant sie auch sind, müssen leider aus dem gleichen Grunde wie bei Künkel mit etwas Vorbehalt aufgenommen werden.

Aus einer Bemerkung über die Herkunft des Untersuchungsmaterials (Seite 474) geht hervor, dass es sich auch bei ihren Versuchen um erblich uneinheitliches, stark heterozygotes Material handelte: „Die zu den Versuchen verwendeten Nacktschnecken wurden alle (von mir gesperrt) im Frankfurter Stadtwald gesucht, teils als unausgefärbte Jungtiere, teils als erwachsene, deren Eigelege dann zum Schlüpfen gebracht wurden." Die Autorin beruft sich auf Angaben Künkels, wonach es möglich sei, schon frischgeschlüpften Tieren ihre spätere Farbe anzusehen. Selbst bei Richtigkeit dieser Angabe — meine eigenen Beobachtungen (vergl. Tabelle 3) sprechen dagegen — bliebe das Ausgangsmaterial uneinheitlich. Auch die Dauer der Versuche ist bei Marenbach leider etwas kurz, zudem standen ihr keine weiteren Beobachtungen zur Verfügung; sie leitete ihre Resultate allein aus den Zuchtversuchen ab (Seite 480 ff.).

Was die Resultate insbesonders des Nahrungsversuches betrifft, so überrascht hier die vergleichende Farbangabe von Tieren, die eine Grösse aufwiesen von 1 bis höchstens 3 bis 4 cm (Seite 491). Auch wenn das Ausgangsmaterial für diesen Versuch die gleiche Farbe hatte (Seite 487: ,,... alle waren weisslichgelb gefärbt"), so ist die Farbänderung an wenig grösseren Tieren kaum ein Masstab für den Einfluss eines bestimmten Faktors. Nur die definitive Farbe, oder doch die Veränderung während längerer Zeit, kann darüber etwas aussagen, wechseln doch die sich in Entwicklung befindenden Schnecken ihre Farbe fortwährend.

Die Angaben dieser drei Autoren vermitteln ein eindrückliches Bild der bestehenden Widersprüche und lassen die Kompliziertheit des ganzen Problems erkennen, zumal ausser Wärme/Kälte, Nahrung und chemischen Einwirkungen noch weitere Faktoren (Feuchtigkeit/Trockenheit, Sauerstoffangebot, Bodenfarbe, usw.) angeblich eine Rolle spielen. Dies geht hervor aus weiteren Literaturangaben über die Variabilität der Färbung bei anderen Nacktschnecken oder bei Schnecken allgemein.

So findet es Simroth naheliegend, dass, bedingt durch die bei den Nacktschnecken auftretende grosse Färbungsverschiedenheit, die leider nur zu oft Veranlassung zur Aufstellung neuer ,,Arten" gebe, und die oft auftretende Umfärbung im Laufe der Individualentwicklung, die Pigmente einer durch meist noch unbekannte Faktoren verursachten Veränderung unterliegen müssen. Ein anderer Autor, Leydig (1928), weist auf die Untergrund-Versuche Kammerers mit *Limax cinereoniger* und *Agriolimax agrestis* hin und findet, dass Temperatur und Höhenlage für eine Erklärung keinesfalls ausreichen.

Gleicher Ansicht ist wohl Seibert (1873), wenn er, auf Grund seiner eigenen Versuche, nach denen *Limax agrestis* und *Arion hortensis* bei Mehlfütterung bleicher werden, der Nahrung und dem Aufenthaltsort (Gefangenschaft) einen ,,nicht unbedeutenden Einfluss" zuschreibt.

Nahrungsbedingte Färbung zeigt auch folgendes Beispiel, wo Körperfarbe und Farbe der Hauptnahrung übereinstimmen:

Acinaea virginaea (Vorderkiemer):

Körperfarbe: rot
Hauptbeutetier: rote Kalkalge *(Lithothamnium)*.

Besonders interessant sind die Befunde von WEBER (1923): es bewirken Feuchtigkeit und Sauerstoff (reichliche Durchlüftung des Versuchsglases) bei *Agriolimax agrestis* eine Vermehrung des rotbraunen Pigmentes.

Auch ROSENWALD (1927) führt Verschiedenheit in der Färbung (von *Limax laevis*) auf unterschiedlichen Umweltcharakter zurück: Die gewöhnliche Moorform von *Limax laevis* ist dunkelbraun, während Schnecken des „trockenen Krautlandes" hellgrau sind und einen Stich ins Rötliche zeigen. Es sind hier die Feuchtigkeitsunterschiede, die ROSENWALD für die Färbung nach der einen oder andern Richtung verantwortlich macht.

Bemerkenswert sind auch folgende Stellen aus ROSENWALDS Arbeit: „Es zeigte sich, dass die Entscheidung über die Entwicklungsrichtung in die ersten Lebenstage fällt; spätere Feuchtigkeitsschwankungen ändern nichts mehr. ... stark wachsende Schnecken werden heller, weil die Pigmentvermehrung offenbar nicht Schritt hält; im Wachstum zurückbleibende dunkler."

SIMROTH, der, wie wir gesehen haben, in der Kälte, bzw. Wärme den farbauslösenden Faktor erkannt haben will, stellt ergänzend noch fest, dass wohl in der Differenz der Breitengrade zusammen mit Trocknis und Pflanzenarmut der Grund liegt für die Braunfärbung der *Limax*arten des armenischen Hochlandes gegenüber der Schwarzfärbung der gleichen Arten im feuchteren Kaukasus.

5. Ansichten über die Bedeutung von Färbungsunterschieden.

Ueber die Ausbildung der Färbungsmerkmale der Tiere stehen sich, wie über ihre übrigen Eigentümlichkeiten, zwei Ansichten diametral gegenüber: die klassische lamarckistische Hypothese der direkten Beeinflussung der tierischen Merkmale durch die Umwelt und ihre Uebertragung auf die Nachkommenschaft und das darwinistische Erklärungsprinzip der richtungslosen erblichen Variabilität mit nachfolgender Selektion der am besten mit den Umweltbedingungen harmonierenden Varianten.

Nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse lassen sich diese gegensätzlichen Meinungen mit Bezug auf unser Problem folgendermassen zusammenfassen: die Farbvarietäten, die bei Tieren so häufig im Zusammenhang mit ihrem spezifischen Lebensraum beobachtet werden können, sind entweder als reine Modifikationen

zu betrachten, oder es handelt sich bei ihnen um erblich bedingte Mutationen, welche durch die Selektionswirkung zu eigenen oekologischen Rassen sich weiterentwickelten.

Was die Umweltfaktoren anbetrifft, wird in beiden Fällen eine selektive Wirkung derselben auf die Varianten anzunehmen sein; nur würde im ersteren Falle die Färbungsabweichung reversibel sein, d.h. in Wegfall kommen, sobald die sie bewirkenden Umweltfaktoren zu wirken aufhören, im zweiten Falle hingegen die Färbungsabweichung weiter bestehen bleiben, auch wenn die äusseren Faktoren wieder geändert werden.

Im Hinblick auf den Selektionswert der Färbung sei darauf verwiesen, dass bekanntlich von allen Biologen die grösste Bedeutung der Körperfärbung darin gesehen wird, dass sie das Tier gegen Feinde schützt, oder aber für die Artgenossen sichtbar macht. Es sei nur erinnert an die Tarnfärbungen und an die Warn-, Ekel- und Schreckfarben, bzw. an die Schmuck- und Signalfarben. Ein Anführen von Beispielen erübrigt sich, da diese Erscheinung allgemein bekannt ist; ein Zitat aus einem neuesten Werke möge die heutige Auffassung über den Stand des Problems beleuchten: „Taken together, and considered in relation to one another, and to kindred phenomena in other fields, they present a body of evidence which makes it appear that adaptive coloration is one of the chief attributes of the higher animals, and has been, indeed, one of the main achievements of organic evolution.“ (Cott, 1940.)

Die Deutung der auffällig roten Farbe von *Arion empiricorum* als Warn- oder Ekelfarbe liegt durchaus nahe und müsste einer näheren experimentellen Prüfung unterzogen werden. Nach meinen eigenen Beobachtungen ist es auch auffällig, wie weithin sichtbar rote Exemplare sind, sobald sie das ihnen adäquate Biotop verlassen und auf offenem Wiesengelände angetroffen werden (s. Seite 377, 1. und 2. Beispiel). Dagegen besitzen die braunen und die schwarzen Varianten eine gute Schutzfärbung im offenen Gelände, indem die Farbe sich einpasst in diejenige des Bodens, der zwischen dem mehr oder weniger (Alpweiden) dichtstehenden Gras in Erscheinung tritt.

Im Gegensatz zu diesen Ausführungen ist anzunehmen, dass äussere Faktoren auch von direktem Einfluss auf die Färbungsmerkmale sein können, ohne dass der ihnen zugeordnete Färbungseffekt irgend welche selektive Bedeutung besitzt. Simroth schreibt hierüber:

„Sonst können auffallende Färbungen und Zeichnungen sehr verschiedenen, manchmal wohl auch keinen Wert haben. Sie sind indifferent wie die Perlmutter unserer Muscheln und Schnecken oder manche lebhaft violette Tiefseeformen (z. B. Holothurien), wiewohl uns für deren Bedeutung vielleicht nur das Verständnis fehlt. Im allgemeinen handelt es sich dabei um physiologische Farben, die mit dem Stoffwechsel in Beziehung stehen, ohne bereits zu einer über den Organismus hinausreichenden Wirkung verwendet zu sein." Erwähnt wurden bereits die nahrungsbedingten Färbungen (s. Seite 358).

Endlich muss aber im Anschluss an diese physiologisch bedingten Farben auch daran gedacht werden, dass ihrem Farbeffekt im physiologischen Sinne für den Körperhaushalt des betreffenden Tieres eine Bedeutung zukommen könnte, z. B. als Schutz gegen Wärme- und andere Strahlen, als Förderer der Wärmeaufnahme und -abgabe, als Atmungspigment usw. Für diese letztere Kategorie von Färbungen kann als besonders interessantes Beispiel der sog. Hochgebirgsmelanismus angeführt werden, dem in der vorliegenden Untersuchung mit Bezug auf die Farbvarianten von *Arion empiricorum* besondere Aufmerksamkeit geschenkt wurde (vergl. Einleitung Seite 350). Es handelt sich beim Hochgebirgsmelanismus um folgendes:

Man findet sehr häufig, dass in den Alpen lebende Arten dunkler sind als ihre Verwandten in der Ebene. Auch eine und dieselbe Art ist im Gebirge oft dunkler als in der Ebene.

Zur Erklärung dieser Erscheinung wird meistens die Ueberlegung angeführt, dass bei den Tieren höherer Berglagen die schwarze Farbe thermo-regulatorisch eine Rolle spielen könnte.

Dieser Ansicht gibt auch HANDSCHIN (1925) Ausdruck, wenn er von den Farben als thermischem Schutzmittel spricht auf Grund der verschiedenen Wertigkeit der Farben für die Wärmespeicherung: „Ein lebendes Tier kann sich — genau wie ein toter Körper auf Schnee und Eis — kühlen oder erwärmen, je nachdem die Unterlage heller oder dunkler ist als seine Körperfarbe. — Die weit verbreitete Erscheinung der Isochromie kann gerade mit der Isothermie von Körper und Unterlage erklärt werden". Demnach sind echte, poikilotherme Schneeformen schwarz, weil ihr Lebensraum eine völlige Ausnützung der von der Unterlage abgegebenen Wärme

verlangt. Wenn also somit Schwarzfärbung im Hochgebirge und im hohen Norden einen Vorteil bringt, wäre das vermehrte Auftreten melanotischer Formen durch Selektion der dunkelsten Mutanten erklärbar.

Mit der eben erwähnten thermischen Bedeutung des schwarzen Melanins kann die Ausbildung des Hochgebirgsmelanismus, besonders bei poikilothermen, kleinen Tierformen, eine Erklärung finden, aber die Frage, ob die Melaninbildung direkt von den Klimafaktoren des Hochgebirges beeinflusst wird, ist damit nicht entschieden. Uns interessieren deshalb in erster Linie solche Angaben, welche einen direkten Einfluss dieser Faktoren zu beweisen scheinen, wie z.B. die folgende:

„Der Hochgebirgsmelanismus liesse sich auch so erklären, dass hier der tiefe Barometerstand und das lange Ueberwintern und manchmal Ueberliegen der Puppen (von Schmetterlingen) die schwarze Farbe begünstigen. Dazu könnte als weitere Ursache noch die hohe Bodenfeuchtigkeit zur Zeit der langen Schneeschmelze kommen.“ (Erhard, 1929).

Ganz allgemein findet man beim Durchgehen der Literatur, — um die Betrachtungen über die Bedeutung von Färbungsunterschieden und die sie bewirkenden Faktoren abzuschliessen —, dass dem Einflusse der Nahrung eine grosse Bedeutung beigemessen wird für die Ausfärbung, bzw. Farbänderung. Mehr aber noch stehen die klimatischen Faktoren im Vordergrund, und unter ihnen ist es die Temperatur, der die führende Rolle darin zugeschrieben wird. Der Temperatur folgen die Klimafaktoren Feuchtigkeit, Licht und Sauerstoffgehalt der Luft, während einige weitere Faktoren nur in vereinzelten Fällen Einfluss haben sollen (Unterlage, Hormone, CO_2, u.a.).

C. EIGENE UNTERSUCHUNGEN

I. „PISTE“ UND PROTOKOLLE

Angaben in der Literatur, sowie eigene Beobachtungen, legten es nahe, zunächst genau festzustellen, ob der vertikalen Verbreitung von *Arion empiricorum* in Bezug auf das Vorkommen der Farbvarietäten und auf die Ausfärbung tatsächlich eine entscheidende

Bedeutung zukomme. Ich entschloss mich daher, zuerst einmal während längerer Zeit Befundaufnahmen zu machen auf einem festgelegten und über eine möglichst hohe Vertikalstufe sich erstreckenden Geländestreifen. Dadurch wollte ich eine einwandfreie Grundlage erhalten für alle meine nachfolgenden Ueberlegungen und für meine Untersuchungen. Parallele Beobachtungen in anderen Gegenden sollten ferner diese Grundlage erweitern und zugleich ausschalten, dass bei einer allfälligen Ausnahmestellung meines Beobachtungsgebietes spezielle Resultate verallgemeinert würden.

Ich wollte also mit dieser Untersuchung zuerst einmal die Frage klären, ob tatsächlich ein Zusammenhang besteht zwischen der Höhenlage des Standortes und den Farbvarietäten, oder ob diesbezüglich vielleicht doch keine Regel aufgestellt werden kann. Einer solchen systematisch durchgeführten Bestandesaufnahme mass ich vor allem auch deshalb eine grosse Bedeutung bei, weil derartige Untersuchungen bisher vollständig fehlten. Dies mag wohl auch der Grund sein, warum das ganze Problem noch so wenig abgeklärt ist, warum so zahlreiche Widersprüche bestehen in der Literatur. Denn aus den Angaben gewinnt man oft den Eindruck, dass aus Zufalls- oder aus nur kurzfristig durchgeführten Beobachtungen Schlüsse gezogen wurden, ohne genügend umfangreiches Vergleichsmaterial zu haben, und ohne Berücksichtigung der für den betreffenden Standort massgebenden Faktoren.

Meine Beobachtungsstrecke, von mir „Piste“ genannt, sollte also von der Ebene bis an die obere Grenze des Vorkommens von *Arion empiricorum* führen und in Bezug auf Unterlage, Vegetation und klimatische Bedingungen möglichst alle Extreme des typischen Biotops der grossen Wegschnecke erfassen. Aus praktischen Gründen musste zudem die Piste in nützlicher Zeit von meinem Wohnort St. Gallen aus erreichbar sein.

Nach längerem Suchen fand ich eine Piste, welche meines Erachtens diesen Bedingungen entsprach, und die ich im folgenden kurz charakterisieren will (s. Abbildung 2):

L a g e : Eichberg bei Altstätten (im St. Galler Rheintal) bis Fähnern (nördlich von Kamor und Hoher Kasten im Kt. Appenzell).

H ö h e n a n g a b e n : 470 m: Beginn der Piste
1509 m: Fähnernspitze

(Als obere Grenze für das Vorkommen von *Arion empiricorum* in der Schweiz gibt PIAGET (1928) die Höhe von 1450 m an. Diese Höhenangabe deckt sich auch mit den von MERMOD (1930) angeführten 1350-1500 m (s. Seite 355).)

B e s c h r e i b u n g :

(Karte 1: 25.000, Blatt 225 Kobelwald und Blatt 238 Säntisgebiet). Ihren Ausgangspunkt nimmt die Piste in typischem Kulturwiesland beim Stauweiher bei Ilgenhaus südlich von Eichberg-Au. Sie folgt

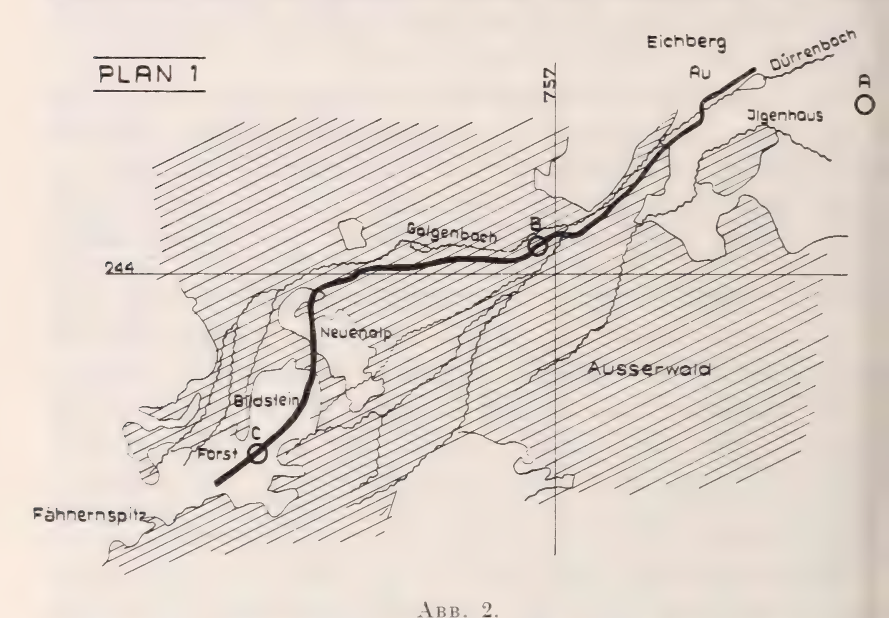


ABB. 2.

Plan 1: Verlauf der „Piste" (Karte 1: 25000, Blatt 225, Kobelwald) mit den drei Kastengruppen A: 460 m ü.M. (Nähe Standort I), B: 650 m ü.M. (Nähe Standort III), C: 1170 m ü.M. (Nähe Standort IX).

dem Dürrenbach aufwärts, um bei der Höhenkurve 500 die Rheinebene zu verlassen und vom Ausserwald aufgenommen zu werden. Sich in diesem Mischwald aufwärts ziehend, auf dem rechten Ufer des Galgenbaches, führt die Piste zum ersten Mal bei 920 m auf Alpgebiet hinaus (Neuenalp), um nach einem weiteren und letzten Waldstück zwischen 1010 und 1040 m endgültig die freie Alp zu erreichen: Untere Alp Bildstein — Obere Alp Bildstein — Alp Forst — (Fähnernspitze).

Um eine exakte Beobachtung zu sichern, suchte ich in der Folge zehn Stellen auf der Piste (Standorte I bis X) mit stets gleicher Intensität ab. Den Gebieten zwischen den Standorten (Zwischengebiete 1

bis 9, wobei durch das Zusammenstossen der Standorte VI und VII das Zwischengebiet 6 ausfällt) schenkte ich ebenfalls gleichmässige, aus zeitlichen Gründen jedoch weniger intensive Beobachtung. Ich konzentrierte mich in erster Linie auf eine Beobachtung, die unabhängig von Jahres- und Tageszeit und meteorologischen Verhältnissen immer mit gleicher Aufmerksamkeit erfolgte. Dadurch wollte ich möglichst

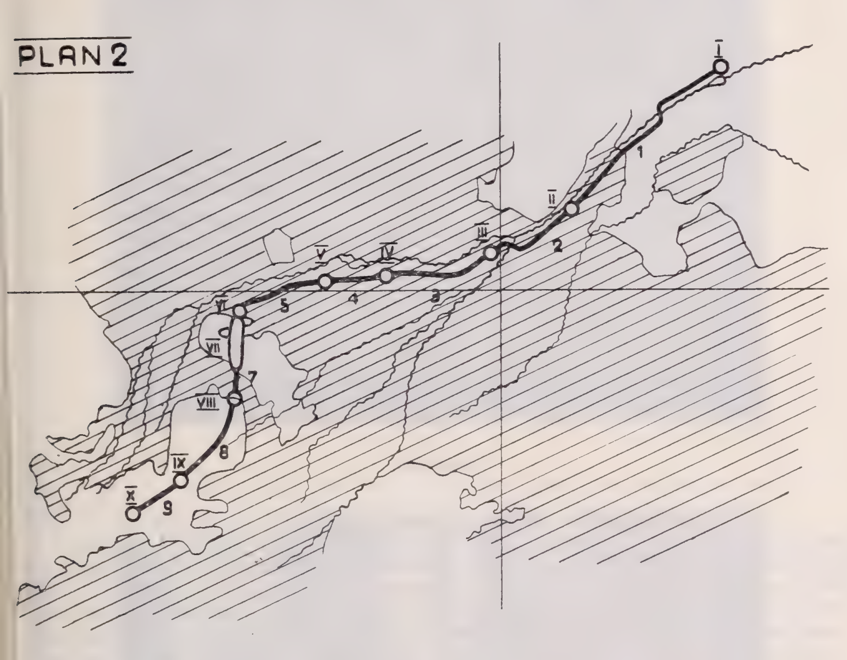


Abb. 3.

Plan 2: Standorte und Zwischengebiete. Standort I (470 m ü.M.), Zwischengebiet 1 (470-550 m ü.M.); II (550), 2 (550-650); III (650), 3 (650-760); IV (760), 4 (760-820); V (820), 5 (820-920); VI (920), 6 (fällt aus); VII (920-1010), 7 (1010-1040); VIII (1040), 8 (1040-1170); IX (1170), 9 (1170-1280); X (1280).

jede Zufälligkeit in der Beobachtung ausschalten, vor allem einem Ueberwiegen der Funde der leichter sichtbaren orangeroten Schnecken gegenüber den dunkleren Artgenossen begegnen. Manche Fundangabe in der Literatur, besonders, wo sie genannt ist im Zusammenhang mit relativer Häufigkeit, darf aus dem eben genannten Grunde nur mit einigen Vorbehalten aufgenommen werden.

Abbildung 3 gibt eine Uebersicht der Standorte und der Zwischengebiete, während die Abbildungen 4 bis 13 Bild, Bezeichnung und Charakterisierung der Standorte vermitteln.



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 4.

Standort I (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 470 m; Bezeichnung: „Stauweiher bei Ilghaus"; Charakterisierung: Aussenseite des Weiherdammes, abfallend gegen Wiese und Weg; Boden: feuchter Wiesboden, z.T. Sumpfcharakter, pH-Wert = 5,4 (stark sauer); Vegetation: Wiesland mit Uebergang zu Hochstaudenriet, unhomogene Vegetation von Gräsern, Ackerschachtelhalm, Schilfrohr, Schlüsselblume, Wiesenklee, gemeinem Labkraut, Schafgarbe, Ackerwitwenblume, Rindsauge, Hauhechel.

Abb. 5.

Standort II (vergl. Abb. 3). Höhe ü. M.: 550 m; Bezeichnung: „Waldanfang"; Charakterisierung: Waldlichtung am Weg, unweit des Waldrandes; Boden: gestörter Waldboden, etwas trocken, leicht steinig (Lagerplatz); Vegetation: gelichteter Fichtenaltholzbestand mit eingesprengten Eichen (Ueberbleibsel der ursprünglichen Eichen-Laubmischwaldgesellschaft), mit Unterholz von Sträuchern und Verjüngungsgruppen, und mehr oder weniger geschlossener Bodenvegetation von Brombeer, Gräsern, Huflattich, Erdbeere, Sauerklee, Waldveilchen, Efeu, Einbeere, aehriger Rapunzel, Waldziest, Gamanderehrenpreis, Moosen.

Abb. 6.

Standort III (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 650 m; Bezeichnung: „Kleines Plateau"; Charakterisierung: Waldlichtung mit Weglein auf erstem Geländeabsatz nach steilem Anstieg; Boden: feuchter Plateau-Waldboden, infolge Nadelholzreinkultur degradiert, pH-Wert = 5,4 (stark versauert); Vegetation: Fichtenaltholzbestand mit beigemischten Föhren (ursprüngliche Gesellschaft Ahorn-Eichen-Wald) und geschlossener Jungwuchsschicht von vorwiegend Eschen und einer Bodenflora von Sauerklee, Waldschachtelhalm, aehriger Rapunzel, Efeu, weisser Taubnessel, diversen Gräsern, Erdbeere, Waldveilchen, Moosen.



Abb. 7.



Abb. 8.



Abb. 9.

Abb. 7.

Standort IV (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 760 m; Bezeichnung: „Weggabel“; Charakterisierung: Wegrand und Wegbord vom Wald nach dem Bach abfallend; Boden: Feuchter Hangboden, bzw. Wegeinschnitt und Auffüllung (junger Waldboden mit Feuchtigkeitsaustritt); Vegetation: Laubholz- und Fichtenjungwuchs mit Hochstaudenflur von Pestillenzwurz, Waldschachtelhalm, Bachnelkenwurz, Waldziest, Breitblättrigem Ehrenpreis, Hahnenfuss, diversen Gräsern, gemeinem Dost, Waldmeister, Wiesenklee, Moosen.

Abb. 8.

Standort V (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 820 m; Bezeichnung: „12-Wasserfälle“; Charakterisierung: Kleiner üppig bewachsener Boden (alter Bachlauf), umgeben von Wald; Boden: junger lehmig-kiesiger Alluvialboden, sehr feucht, zur Versumpfung neigend; Vegetation: niedriges Weisserlengehölz mit Fichtenanflug als Unterholz (Initialwaldgesellschaft auf jungem Boden innerhalb des vorwiegend kulturbedingten Fichtenwaldes) mit hochstaudenartiger Bodenvegetation von Gräsern, gemeinem Dost, Waldschachtelhalm, Kratzdistel, Pestillenzwurz, Wurmfarn, Europ. Sanikel, Gamanderehrenpreis, geflecktem Knabenkraut, Himbeere, gemeinem Labkraut, Erdbeere, Moosen.

Abb. 9.

Standort VI (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 920 m; Bezeichnung: „Obere Waldgrenze“; Charakterisierung: Waldrand mit Lichtung, durch sumpfigen Graben von der untersten Alpweide getrennt; Boden: Waldboden, ziemlich trocken, gegen den Graben zu feucht bis nass; Vegetation: Fichtenaltholzbestand mit beigemischten Weisstannen und wenig Buchen und reicher Staudenschicht. In der vernässten Lichtung üppige rietartige Staudengesellschaft von Gräsern, Sumpfschachtelhalm, Bachnelkenwurz, Europ. Trollblume, Sumpfdotterblume, Sternliebe, Bärenklau, Schwalbenwurzenzian, Frauenmantel, Aehriger Rapunzel, Himbeere, Brombeere, Erdbeere, Heidelbeere, Wurmfarn, Gamanderehrenpreis, gemeinem Dost.



Abb. 10.



Abb. 11.



Abb. 12.

Abb. 10.

Standort VII (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 920-1010 m; Bezeichnung: „Neuenalp"; Charakterisierung: Alpweide (im untern Viertel wird das Untersuchungsprofil von einer kleinen Waldzunge gekreuzt!); Boden: Alpweideboden, unterhalb der Waldzunge und im Wald feucht, oberhalb desselben trockener; Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern mit Wiesenklee, Wegerich, Hahnenfuss, Alpenvergissmeinicht, Schwalbenwurzenzian, Silberdistel, Massliebchen, Brunelle, Augentrost, Frühlingsenzian, Hornklee, Flockenblume, gemeine Kreuzblume, Minze.

Abb. 11.

Standort VIII (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1040 m; Bezeichnung: „Untere Alp Bildstein"; Charakterisierung: Uebergang vom Wald in das darübergelegene Alpweidegebiet, Hochstaudenriet nach kahlgeschlagenem lichtem Weidwald entstanden; Boden: anorganischer Nassboden; Vegetation: Nassboden-Hochstaudengesellschaft von Schachtelhalm, Kratzdistel, Gräsern, Minze, grauem Alpendost, Kuckuckslichtnelke, Hahnenfuss, Europ. Sanikel, gemeiner Goldrute.

Abb. 12.

Standort IX (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1170 m; Bezeichung: „Obere Alp Bildstein"; Charakterisierung: gut gepflegte, reichlich gedüngte Alpweide auf kleinem luftigem Plateau; Boden: Alpweideboden, pH-Wert = 6,4 (schwach sauer); Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern, Seggen, Frauenmantel, Schlangenknöterich, Alpenwucherblume, Scheuchzers Glockenblume, geflecktem Knabenkraut, Frühlingsenzian, Wetterdistel, Thymian.



Abb. 13.

Standort X (vergl. Abb. 3). Höhe ü.M.: 1280 m; Bezeichnung: „Alp Forst"; Charakterisierung: normale, stark bestossene Alpweide, etwas magerer als Standort IX; Boden: Alpweideboden; Vegetation: Weiderasen von vorwiegend Gräsern mit Alpenampfer, Frauenmantel, Buschkreuzkraut, Schwalbenwurzenzian, Alpenwucherblume, Habichtskraut, Flockenblume, Augentrost, Gänseblümchen.

Sämtliche Funde auf der Piste protokollierte ich nach folgendem Schema:

Pistenprotokoll

Standort II

Monat	Tag	Zeit	Anzahl	Grösse in cm	Farbe	Besondere Bemerkungen	Art der Unterlage	Meteorologische Verhältnisse
Juni	17.	1100	1	11	hell-orrot.		Moos	feucht, warm
			2	7	rotbr.	1 mit dunklen Flecken	Moos/Gras	(Aufhellung nach Regentagen)
			1	9	orrot.		Waldboden	
Juni	24.	0900	4	9-10	schokbr.		Gras/Waldboden	Regen
			4	7-10	orrot.		Gras/Kräuter	warm
			6	10-11	rotbr.		Waldboden/Kräuter	
			1	3,5	lehmfarben	unausgefärbtes Jungtier		

Insgesamt führte ich 54 Protokollgänge durch, wovon 24 vor, die übrigen nach dem Ansetzen der Versuche, und zwar:

1944: vom 29. April bis 13. Juli 7 Gänge
1945: » 14. April » 17. November 27 »
1946: » 21. April » 12. September 20 »

Es mag angebracht sein, hier mit ein paar Worten auf die Schwierigkeiten bei der Aufnahme der Pisten-Protokolle hinzuweisen. Obschon ich absichtlich zu den verschiedensten Tageszeiten Protokollgänge ausführte, war ich doch für ausgiebige Protokolle vor allem auf die Dämmerungsstunden angewiesen. Weniger günstig für Befundaufnahmen waren die Morgenstunden und am ungünstigsten die Stunden über Mittag. Da ein Protokollgang von Standort I bis Standort X vier bis fünf Stunden dauerte, fielen höchstens vier bis fünf Standorte mit ihren Zwischengebieten in die günstige Tageszeit. Um die Gleichbehandlung aller Standorte zu wahren, war ich deshalb gezwungen, die Protokollgänge zu den verschiedensten Tages- und Nachtzeiten anzusetzen. Auch mein Bestreben, möglichst unterschiedliches Wetter zu berücksichtigen, erfuhr gewisse Einschränkungen, da ich nur bei feuchtem und warmem Wetter ohne Wind ausgiebig Schnecken fand. Zu hohe Temperatur, aber auch zu tiefe, vor allem zusammen mit Wind, ferner auch zu viel Nässe, veranlasste die Schnecken, sich im Boden zu verkriechen, sodass ich oft grosse Mühe hatte, zu Beobachtungen zu gelangen.

Das Ergebnis der protokollierten Funde ist zusammengefasst in der Tabelle 2. Für jeden Standort und für jedes Zwischengebiet ist für die betreffende Farbvarietät die höchste Fundziffer eingetragen. Dort wo sie 10 und mehr Schnecken beträgt, habe ich das Zeichen ∞ gesetzt. In Bezug auf die Farbe habe ich nach dem OSWALD'schen Farbenatlas sechs Abstufungen getroffen, nämlich:

		Farbangabe nach dem OSWALD'schen Farbatlas		
orangerot	(orrot.)	Werte um	4pc und	5pc
rotbraun	(rotbr.)		5pe	6pe
schokoladebraun	(schokbr.)		6pi	7pi
dunkelbraun	(dbr.)		5pl	6pl
braunschwarz	(brschw.)		6pn	7pn
schwarz	(schw.)		4pn	5pn

Aus der Tabelle 2 können folgende Tatsachen entnommen werden:

Die orangerote Farbvarietät kam vor
von Zwischengebiet 1 bis und mit Zwischengebiet 5 und im Zwischengebiet 7,[1]
die rotbraune Farbvarietät kam vor
von Zwischengebiet 1 bis und mit Zwischengebiet 5 und im Zwischengebiet 7,[1]
die schokoladebraune Farbvarietät kam vor
von Standort I bis und mit Zwischengebiet 8, im Zwischengebiet 9 und in Standort X,
die dunkelbraune Farbvarietät kam vor
von Zwischengebiet 3 bis und mit Standort X,
die braunschwarze Farbvarietät kam vor
von Standort VII bis und mit Standort X,
die schwarze Farbvarietät kam vor
von Standort IX bis und mit Standort X.

Es zeigte sich somit einwandfrei eine Verdunkelung mit zunehmender Höhenlage der Fundorte. Ich möchte aber hier schon betonen, dass damit eine direkte Korrelation zwischen der Höhenlage des Fundortes und der Farbe der Schnecken nicht ohne weiteres abgeleitet werden kann.

[1] Das orangerote und das rotbraune Exemplar im Standort VII gehören ebenfalls zum Waldbiotop

TABELLE 2.

Vorkommen von Arion empiricorum *auf der Piste nach den Farbvarietäten.*

Standort	orrot.	rotbr.	schok-br.	dbr.	brschw.	schw.	Vegetation (vgl. Abbildungen 4-13)
I (470 m)			∞				Wiese
1	4*	∞*	∞				Wiese-Wald *nur im Wald
II (550 m)	∞	∞	∞				Wald
2	∞	5	6				Wald
III (650 m)	4	1	4				Wald
3	2	2	∞	3			Wald
IV (760 m)	1	3	∞	1			Wald
4	3	2	5	3			Wald
V (820 m)	1	1	5	5			Wald
5	2	1	9	6			Wald
VI (920 m)			∞	5			Uebergang Wald-Alpweide
VII (920-1010 m)	1*	1*	∞	5	6		Alpweide *in kleiner Waldzunge
7	1	3	∞	7	2		Wald
VIII (1040 m)			∞	1	1		Ueberwucherter Kahlschlag
8			∞	∞	9		freie Alpweide
IX (1170 m)				1	4	∞	freie Alpweide
9			1	1	∞	∞	freie Alpweide
X (1280 m)			1	4	7	∞	freie Alpweide

ie Zahlen bezeichnen die höchste Fundziffer [∞ = viele (über 10)].

Mehr als diese Tatsache überraschte mich das Resultat, das sich rgibt beim Vergleich der Funde mit der pflanzlichen Bodenbeeckung, wie es in Texttabelle 2 und in den Abbildungen 14 und 15 ım Ausdruck kommt.

So fand ich auf meiner Piste:

Orangerote Farbvarietät: Nur im Wald, mit einer grössten Häufigkeit in den untern Gebieten; nie in der offenen Talebene und nie auf der freien Alp.

Rotbraune Farbvarietät: Im Wald, mit einer grössten Häufigkeit gleichenorts wie die orangerote; nie auf der freien Alp.

Schokoladebraune Farbvarietät: Durchgehend in der Talebene (offenes Wiesgelände), im Wald und auf der Alp, jedoch mit abnehmender Häufigkeit auf der Alp je nach Entfernung des begrenzenden Waldes.

Dunkelbraune Farbvarietät: Im Wald in den mittleren und höhern Regionen und auf der Alp.

Braunschwarze Farbvarietät: Nur auf der Alp.

Schwarze Farbvarietät: Nur auf der freien Alp.

Dieses Resultat weist auf eine unverkennbare Bedeutung der im Lebensraum herrschenden Faktoren hin. Es kann somit jetzt schon gesagt werden, dass auf alle Fälle nicht die Höhenlage allein massgebend ist für die Ausfärbung, sondern dass die Bodenbedeckung (Wald — offenes Gelände) mit daraus resultierenden verschiedenen Lebensbedingungen oder Milieubeschaffenheiten ebenfalls ihren Einfluss ausübt. Dafür spricht auch die Tatsache, dass die schwarze Varietät, wie an anderer Stelle schon erwähnt wurde (s. Abschnitt: Vorkommen in der Schweiz), nicht nur in höheren Berglagen vorkommt, sondern auch vor allem ebenen Gebieten des Nordens eigen ist. Unabgeklärt bleiben natürlich noch Mass dieses Anteils und auslösende Faktoren.

Die in der Tabelle 2 festgehaltenen Resultate, bzw. die oben gezogenen Schlüsse erhalten noch vermehrtes Gewicht bei Berücksichtigung meiner übrigen in verschiedenen Gebieten der Schweiz gemachten Funde (s. Tabelle 1). Ohne Ausnahme zeigt sich im Prinzip Uebereinstimmung mit meinen Beobachtungen auf der Piste.

Einem Einwand möchte ich hier begegnen. Es kommt vor, dass *Arion empiricorum* vereinzelt an Orten angetroffen wird in einer Farbvarietät, die nicht übereinstimmt mit den von mir festgestellten Farben für den betreffenden Biotop. Solche Einzelfälle bedürfen sorgfältiger Abklärung, wobei es meist gelingt, einen überzeugen-

den Grund für deren abweichendes Vorkommen zu finden. Wird diese Abklärung jedoch unterlassen und der Fund ohne Kommentar, ja gar als Beleg eines typischen Vertreters des betreffenden Gebietes erklärt, so ergeben sich natürlich Ungenauigkeiten, Widersprüche und falsche Schlüsse. Die Unhaltbarkeit einer nicht geringen Anzahl Erklärungsversuche über Standortvarietäten in der Literatur mag sich aus solchem Vorgehen heraus erklären. Nur genaue Kenntnis eines Standortes als Ergebnis wiederholter Beobachtungen gibt die nötige Sicherheit zur einwandfreien Beurteilung der Funde. Drei Beispiele aus meinen Protokollen mögen das Gesagte illustrieren.

1. Beispiel: Am 22. April 1945 fand ich beim Standort I eine hellorangerote Schnecke von 7 cm Länge, die vor allem durch ihre hier ungewohnte Farbe auffiel. Da ihr Fundort zwischen dem aus dem Wald herausführenden Strässchen und dem Dürrenbach lag, mag die Schnecke auf dem Weg der Verschleppung hiehergeraten sein. Ich traf ein zweites Mal am selben Fleck vierzehn Tage später das offenbar gleiche Tier, um es nachher nicht mehr vorzufinden. Es wird wohl an dem ihm nicht zusagenden Orte eingegangen sein.

2. Beispiel: Ebenfalls einen roten Vertreter (orangerot, ? cm) fand ich am 2. August 1945 im Gebiete des Standortes VII. Auch hier fiel mir sofort die Unnatürlichkeit seiner ganzen Erscheinung auf. Bei näherem Betrachten sah ich am Schneckenkörper verschiedene verletzte Stellen, die direkt auf den Vorgang einer mechanischen Verschleppung aus dem nahen Walde hinwiesen.

3. Beispiel: Auch einen umgekehrten Fall traf ich. Am 26. August 1945 fand ich im Wald am Hirschberg (zwischen Eggerstanden und Gais) eine schwarze ausgewachsene Schnecke. Ihre Lage an einem von Pilzsammlern vielbegangenen Fussweglein unweit der offenen Alpweide schliesst auch hier die Gewissheit einer Verschleppung in sich.

Zur Bekräftigung des Gesagten mag dienen, was Künkel (1916) über die Verschleppung zu sagen weiss:

„Passiv gelangen die Schnecken in neue Wohngebiete durch fliessendes Wasser und durch Verschleppung mit Handelsprodukten. — Wie bereits nachgewiesen können die Nacktschnecken, je nach Wassertemperatur, 5 Stunden bis 4 Tage unter Wasser aushalten, ohne zugrunde zu gehen. Gelangte nun eine an Uferpflanzen kriechende Schnecke in rasch fliessendes Wasser, so könnte sie stundenweit fortgeführt und in noch lebensfähigem Zustande ans Land gespült werden, wo sie sich nach einiger Zeit wieder erholte und, wenn günstige Bedingungen vorhanden wären, weiter lebte.“

Die Gefahr der Verallgemeinerung aus einzelnen Funden heraus scheint auch schon Simroth erkannt zu haben; er schreibt (1885): „Und so verlangt, wie bei den von den meteorologischen Verhältnissen besonders abhängigen Nacktschnecken überhaupt, jeder einzelne Fall seine eigene, so zu sagen lokale Erklärung.“

PLAN 3

Rote [orangerot u. rotbraun] Braune [schokoladebraun u. dunkelbraun] Schwarze [braunschwarz u. schwarz]

Abb. 14.
Plan 3: Vorkommen der drei Farbvarietäten auf der „Piste“ (vergl. Tabelle 2).

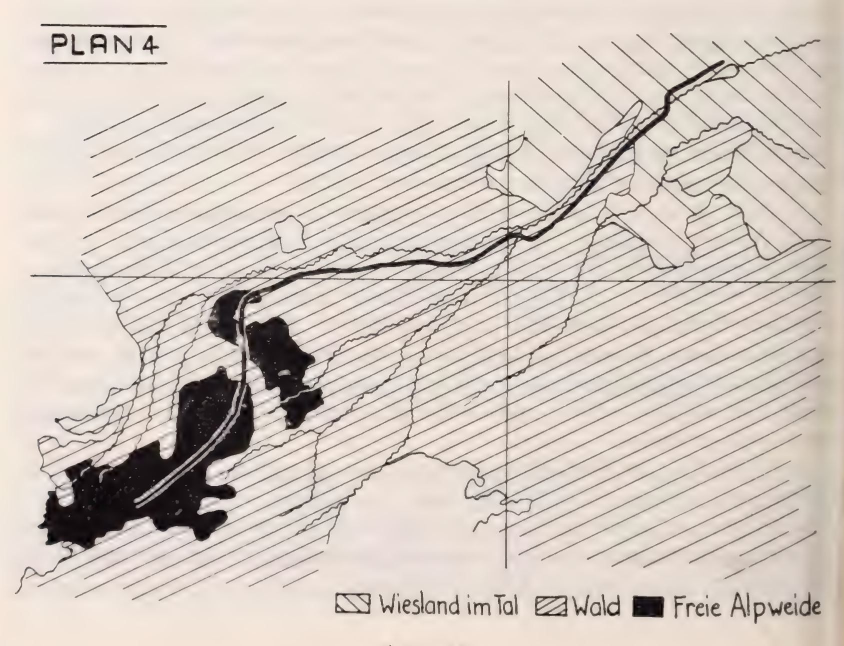


Abb. 15.
Plan 4: Die drei Vegetationsstufen.

Um das Ergebnis meiner Bestandesaufnahmen auf der Piste zu veranschaulichen, habe ich in den Abbildungen 14 und 15 eine Darstellung der vorgefundenen Farbvarietäten der Wegschnecke und der entsprechenden Biotope gegeben. Hierbei habe ich mich auf drei Farbstufen beschränkt: orangerot, braun und schwarz, indem ich je die beiden aufeinanderfolgenden Farbtöne orangerot und rotbraun, bzw. schokoladebraun und dunkelbraun, bzw. braunschwarz und schwarz zusammengefasst habe. Dies konnte ich tun, ohne dass sich ein falsches Bild aus der Darstellung ergibt (vergl. Tabelle 2).

Das nachfolgend zusammengefasste Ergebnis bildete den Ausgangspunkt für meine weitern Untersuchungen.

Resultat der Bestandesaufnahmen auf der Piste.

Aus meinen Bestandesaufnahmen auf der Piste, die während drei Jahren systematisch auf insgesamt 54 Protokollgängen gemacht wurden (s. Seite 373), geht eindeutig hervor, dass in der Tat ein Zusammenhang besteht zwischen der Höhenlage des Standorts und dem Vorkommen der Farbvarietäten. Es kommen vor (vergl. Tabelle 2):

1. Die roten (orangeroten, rotbraunen) Schnecken nur in der unteren u. mittleren Waldregion.
2. Die braunen (schokoladebraunen, dunkelbraunen) Schnecken durchgehend von der Talebene bis auf die freie Alp.
3. Die schwarzen (braunschwarzen, schwarzen) Schnecken nur in den höheren Alpgebieten.

Damit ist die eingangs dieses Kapitels gestellte Frage nach dem Zusammenhang von Höhenlage des Standortes und Farbvarietäten in dem Sinne beantwortet, dass in höheren Berglagen tatsächlich ausschliesslich dunkle Farbvarietäten vorkommen. Daneben aber spielen bei der Verbreitung der Farbvarietäten offensichtlich andere Faktoren, namentlich die pflanzliche Bodenbedeckung (geschütztes oder offenes Gelände) eine ausschlaggebende Rolle.

II. DIE FÜR DIE AUSFÄRBUNG IN FRAGE KOMMENDEN FAKTOREN.

Nachdem eine Verdunkelung bei *Arion empiricorum* mit zunehmender Höhenlage des Standortes auf meiner Piste einwandfrei festgestellt werden konnte, ferner ein Zusammenhang zwischen

Farbe und Bodenbedeckung (s. Abbildungen 14 und 15) wahrscheinlich wurde, stellt sich die Frage nach den für die Ausfärbung der drei Varietäten massgebenden Faktoren. Denn mit meinen Pistenprotokollen und deren Ergebnissen ist darüber noch in keiner Weise etwas ausgesagt.

Als solche Faktoren kommen im Zusammenhang mit der Standorthöhe wohl in erster Linie klimatische in Frage und in Abhängigkeit von diesen die Art der pflanzlichen Bodenbedeckung. Bezüglich der Ausfärbung muss ferner — wie schon ausgeführt worden ist (s. Abschnitt: Ansichten über die Bedeutung von Färbungsunterschieden) — an die Möglichkeit gedacht werden, dass diese Faktoren selektiv auf die genotypisch auftretenden Farbvarianten einwirken oder dass sie direkt auf den Organismus der Schnecken und ihren Stoffwechsel einen Einfluss ausüben, sodass ihre Farbe somatisch bedingt wäre, oder endlich, dass beides miteinander wirksam sein könnte. Zur Erklärung der Farbvarianten von *Arion empiricorum* müsste demnach einer der folgenden drei Fälle in Frage kommen:

1. Die Farbe ist genotypisch bedingt.
2. Die Farbe ist somatisch bedingt, wobei den Umweltbedingungen entscheidender Einfluss zukommt.
3. Der Phaenotypus der verschiedenen Farbvarietäten ist genotypisch u n d somatisch bedingt, wobei sowohl die Selektion von mutativen Aenderungen als auch die direkte Beeinflussung durch die Umwelt eine Rolle spielen.

Diskussion:

Fall 1: genotypisch bedingte Farbe.

Es wird vorausgesetzt, dass *Arion empiricorum* eine grosse, natürliche, genetisch bedingte Variabilität bezüglich der Farbe besitzt, sodass immer grössere oder kleinere Unterschiede auftreten bei den Nachkommen. Es findet eine Selektion statt und die Frage ergeht nach den Selektionsbedingungen.

Fall 2: umweltbedingte Farbe.

Arion empiricorum besitzt die Fähigkeit zur Ausfärbung in zwei Farbrichtungen, bestimmt wird die Richtung und auch das

Mass der Ausfärbung durch die Umwelt. Es stellt sich die Frage nach dem (oder den) richtunggebenden Faktor(en).

Fall 3: genotypisch und umweltbedingte Farbe (Kombination von Fall 1 und 2).

Die Farbe ist das Ergebnis der erblich festgelegten Farbbildungspotenzen im Variationsbereich von rot bis schwarz, und der unterschiedlichen Beeinflussung der Jungtiere durch die Bedingungen der Umwelt, wobei auch hier an eine selektive Wirkung der Umweltfaktoren zu denken ist.

Die angeführten drei möglichen Fälle dienten als Ausgangspunkt für den Gang meiner weiteren Untersuchungen, die folgende Fragen abzuklären versuchten:

1. Vorkommen von erblich festgelegten Farbvarietäten — Variabilität.
2. Bestehen einer Selektion und selektiv wirksame Faktoren.
3. Analyse der in der Umwelt wirksamen Faktoren. In Frage kommen in erster Linie:

   Klima (Feuchtigkeit/Trockenheit, Temperatur, Luftdruck [Sauerstoff-Angebot]);
   Vegetative Bodenbedeckung;
   Nahrung;
   Bodenbeschaffenheit und geologische Unterlage.

III. DIE VERSUCHE

1. Die Versuche unter natürlichen Bedingungen: Der Verpflanzungsversuch (Austausch der Hauptfarbvarietäten zwischen verschiedenen Standorten).

In der Einleitung sind die Gründe aufgeführt, die mich veranlassten, das Schwergewicht meiner Versuche ins Freie zu verlegen bei möglichst natürlichen Zuchtbedingungen.

Zur Entscheidung der im vorhergehenden Kapitel aufgeworfenen Frage, ob die Farbvarietäten von *Arion empiricorum* genotypisch oder somatisch bedingt seien, schienen in Analogie zu den klassischen Versuchen an Pflanzen sog. Verpflanzungsversuche am

geeignetsten zu sein. Es wurden deshalb in drei bezüglich ihrer Bedingungen ganz verschiedenen Standorten (Biotopen) meiner Piste Versuche zur Aufzucht der drei Hauptfarbvarietäten durchgeführt, wobei der leitende Gedanke darin bestand, die für einen Standort typische Varietät an einen andern Standort zu verpflanzen und die Einwirkungen der Milieufaktoren dieses neuen Standortes zu beobachten.

Ich legte drei Versuchsgruppen zu je drei Zuchtkasten an im Rheintal, im Wald auf halber Höhe und oben auf der freien Alp. Die genaue Lage und Höhe der Kasten geht aus Abbildung 2 hervor. Die Kasten bestanden aus einem Holzrahmen von 50 auf 50 cm, der ca. 25 cm tief in die Erde versenkt wurde, und dessen herausragender Teil von ca. 15 cm Höhe mit einem Deckel von feinmaschigstem Drahtgeflecht abschliessbar war (s. Abbildungen 16, 17, 18). Mit Filzstreifen, die nach Bedarf immer wieder frisch eingelegt wurden, und einem Flaschenverschluss konnte ein genügender Abschluss zwischen Deckel und Kasten erreicht werden. Bei der Aushebung der Löcher für die Kasten wurde die Vegetationsdecke sorgfältig abgenommen und nachher die gleiche Erde und Vegetationsdecke (nach gründlicher Durchlesung) wieder eingelegt. Damit wurden in Bezug auf Unterlage, Bodenbeschaffenheit und Vegetation (= Futter) die gleichen Bedingungen hergestellt, wie sie den freilebenden Schnecken des betreffenden Gebietes zukamen. Da die Kasten gegen oben offen waren (Drahtgeflecht), somit Sonne, Regen und zum grossen Teil auch dem Wind ausgesetzt, herrschte auch im klimatischen Bereich weitgehendste Uebereinstimmung mit der Umgebung. Regelmässig und zu den verschiedensten Jahres- und Tageszeiten durchgeführte Temperaturmessungen innerhalb und ausserhalb der Kasten im Schatten und in der Sonne ergaben im Durchschnitt eine um nur 2^0 C wärmere Temperatur in den Kasten, was eine Vernachlässigung dieses Unterschiedes erlaubt.

Die Kastengruppen im Tal und auf der Alp wurden mit einem starken Stacheldrahtzaun umgeben, vor allem un eine Beschädigung durch weidendes Vieh zu verhindern. Die mittlere Kastengruppe war von Mensch und Tier genug abgelegen, um besonders geschützt werden au müssen.

Die drei Kasten jeder Gruppe (in der Folge mit A, B und C bezeichnet, wobei A = unterste Kastengruppe im Tal, B = mittlere im Wald, C = höchste auf der Alp) erhielten die gleiche Besetzung:

Kasten 1: 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von brauner Färbung (6pi/7pi)[1], ausgelesen aus 72 gleichfarbenen Exemplaren aus Gräben in der Nähe der Kastengruppe A (Rheintal).



Abb. 16.
Kastengruppe A in der Talebene (vergl. Abb. 2).

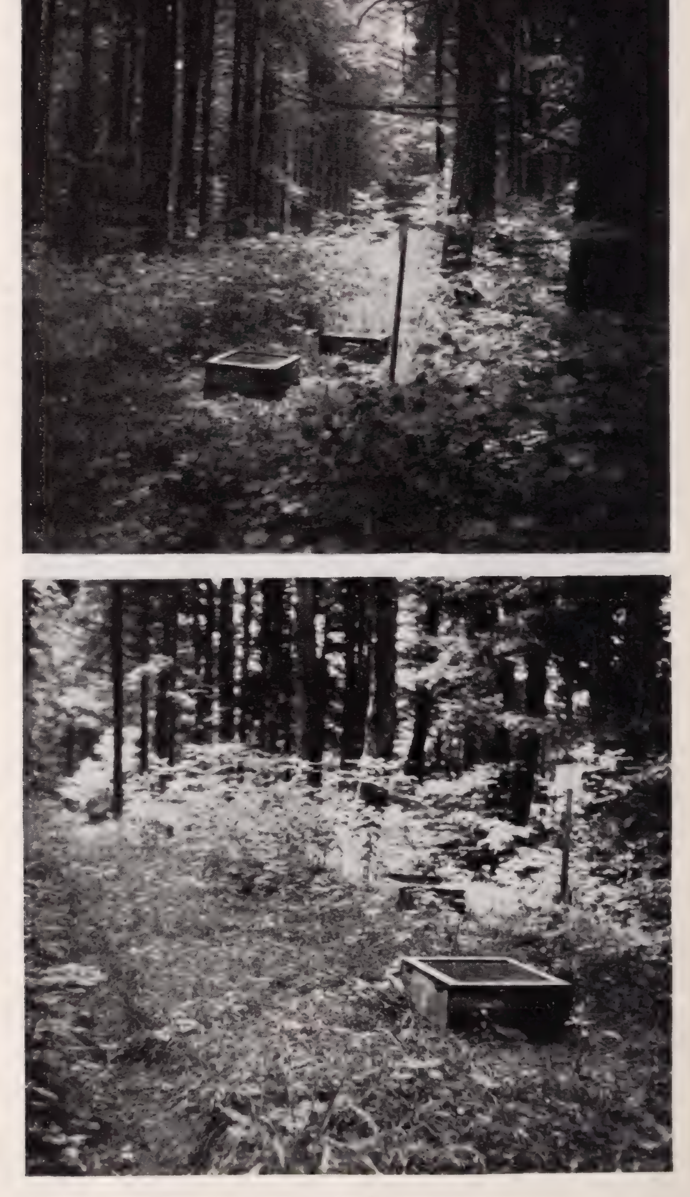


ABB. 17.
Kastengruppe B im Wald (vergl. Abb. 2).





Abb. 18.
Kastengruppe C auf der freien Alp (vergl. Abb. 2).

Kasten 2: 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von orangeroter Farbe (4pc/5pc)[1], ausgelesen aus 48 gleichfarbenen Exemplaren aus dem Walde bei Standort II und Umgebung.

Kasten 3: 6 Stück ausgefärbte, geschlechtsreife Schnecken von schwarzer Farbe (4pn/5pn)[1], ausgelesen aus 32 gleichfarbenen Exemplaren aus der Umgebung von Kastengruppe C (Alp).

Die Kasten wurden während der Dauer eines Jahres (1945/46, mit Ausnahme des Winters) durchschnittlich alle 14 Tage kontrolliert und die Befunde protokolliert.

Es wurden Protokolle geführt über:

Kopulation
Eiablage
Schlüpfen
Verfärbung der Jungtiere
Nahrungsaufnahme
Wachstum
Entnahme und Abgang von Tieren.

Für das vorliegende Problem stand naturgemäss von Anfang an die Beobachtung und Protokollierung der laufenden Verfärbung der Jungtiere und deren definitiven Ausfärbung im Vordergrund. So interessant eine Aufzählung der übrigen Beobachtungen auch wäre, so muss ich mich, dem Zwecke der vorliegenden Untersuchungen entsprechend, auf das Verfärbungsproblem beschränken.

Die nachstehenden Tabellen sind stark zusammengefasste Auszüge aus meinen Protokollen und geben Aufschluss über den Gang der Verfärbung vom geschlüpften Tier bis zur Farbe bei Versuchsabschluss.

Angaben über die Grösse der Tiere sind keine aufgeführt. Zu Beginn der Untersuchungen habe ich regelmässig Messungen vorgenommen, später aber aus Gründen der Zeitersparnis unterlassen. Messungen haben nur dann einen Sinn, wenn sie immer an ausgestreckten und womöglich jedesmal an den gleichen Tieren vorgenommen werden. Dies war aber ohne spezielle Markierung nicht durchführbar, zudem dauerte es meist längere Zeit, bis die Schnecken die zusammengeballte Haltung aufgaben. Dies zwang mich zur Vernachlässigung der Messungen, da ich ohnehin Mühe hatte, an einem Tage mit dem Protokollieren aller Kasten durchzukommen. Es wurde damit jedoch kein wesentlicher Faktor ausser acht gelassen; denn meine Beobachtungen zeigten, dass kein besonderer Zusammenhang zwischen Grösse und Farbe besteht. Jedes Tier entwickelt sich zu einer bestimmten Grösse und färbt sich parallel damit aus. Ich stellte ausgefärbte Schnecken in allen Grössen fest; oft sah ich solche Tiere mit wenigen (4 bis 5) Zentimetern Länge, während andere mit 6

[1] Die in Klammer beigefügten Bezeichnungen geben die betreffende Farbe nach dem Oswald'schen Farbatlas an.

und 7 cm deutlich unausgefärbt waren. Diese Unterschiede beobachtete ich sowohl im Freien, als auch in den Kasten.

Die Grösse der Schnecken scheint sich in erster Linie aus einer bestimmten ererbten Wachstumspotenz zu ergeben, die offenbar eine grosse Variabilität aufweist. Sind die späteren Lebensbedingungen günstig, so ist die Wachstumspotenz entscheidend für die definitive Grösse, und nur bei stark wachstumshemmenden Lebensbedingungen sind diese ausschlaggebend (s. Kälte-Versuch). Immerhin zeigte sich, dass im Durchschnitt die Schnecken in den Kasten und Gläsern (Versuche unter künstlichen Bedingungen) bei Versuchsabschluss etwas (1 bis 2 cm) kleiner waren als entsprechende Tiere im Freien. Während die Elterntiere 10—11 cm (braun), bzw. 9—10 cm (rot), bzw. 7—10 cm (schwarz) gross waren, erhielt ich keine gezüchteten Tiere über 8 cm, z.T. aber erheblich kleinere. Was diese Grössenunterschiede betrifft, so sagt auch KÜNKEL (1916): „Aber trotz günstiger Lebensbedingungen wachsen die Tiere derselben Brut nicht gleich stark. Woher das kommt, ist eine offene Frage."

Protokollauszug A 1 (Tal, braun).

1\. 8.45 6 St. *A. empiricorum* braun (geschlechtsreif)
11.11.45 zieml. viele *A. empiricorum* junge in 2 Gruppen:
Grundton lehmfarben, Grundton rotbraun } etwas schw. Pigm.
13\. 3.46 einige Grundton lehmfarben: wenig rotes, wenig schw. } Pigm.
26\. 6.46 einige zieml. viel rotes, zieml. viel schw. } Pigm.
= braune Schnecken.

Kommentar: Von den ursprünglich zwei Farbgruppen (lehmfarben und rotbraun) überstand die lehmfarbene den Winter und es entwickelten sich daraus braune Schnecken.

Protokollauszug B 1 (Wald, braun)

8\. 8.45 6 St. *A. empiricorum* braun (geschlechtsreif)
1.11.45 3 St. *A. empiricorum* junge:
lehmfarben mit etwas schw. Pigm.
13\. 3.46 3 St. lehmfarben: wenig rotes
zieml. viel schw. Pigm.
14\. 8.46 3 St. zieml. viel rotes, wenig schw. } Pigm.
= rotbraune Schnecken.

Kommentar: Alle jungen Schnecken zeigten den gleichen arbton (lehmfarben) und entwickelten sich einheitlich zu rotbraunen chnecken.

Protokollauszug C 1 (Alp, braun)

2. 8.45 6 St. *A. empiricorum* braun (geschlechtsreif)
1.11.45 sehr viele *A. empiricorum* junge in 2 Gruppen:
1. goldgelb
2. lehmfarben } mit etwas schw. Pigm.
14. 4.46 viele lehmfarben: wenig bis viel rotes
wenig bis viel schw. } Pigm.
31. 8.46 einige in 2 Gruppen:
1. wenig rotes
wenig schw. } Pigm. (deutlich in der Entwicklung zurückgeblieben)
2. zieml. viel rotes
zieml. viel schw. } Pigm.
= braune Schnecken.

Kommentar: Von den beiden ursprünglichen Farbgruppen ist die goldgelbe während des Winters eingegangen; die lehmfarbene spaltete sich im Verlaufe der weiteren Entwicklung auf in eine braune Gruppe und eine hellbleibende „Kümmergruppe".

Zusammenfassung über die 1 (braun)-Zuchten.

Von den einheitlich braunen Elterntieren färbten sich die Nachkommen in allen drei Kasten ebenfalls braun aus. Bemerkenswert ist die Tatsache, dass

1. Die A 1-Tiere die Farbe der Eltern aufwiesen.
2. Die B 1-Tiere röter waren im Farbton und
3. Bei den C 1-Tieren diejenigen sich normal entwickelten, die viel Pigment (rotes und schwarzes) bildeten.

Der Abgang der rotbraunen, bzw. goldgelben Exemplare im Standort A, bzw. C ist offenbar der Ausdruck einer geringeren Widerstandsfähigkeit gegen die Klimafaktoren des Winters.

Protokollauszug A 2 (Tal, orangerot).

1. 8.45 6 St. *A. empiricorum* orangerot (geschlechtsreif)
1.11.45 sehr viele *A. empiricorum* junge:
goldgelb, z. T. mit etwas schw. Pigm.
13. 3.46 viele lehmfarben bis goldgelb:
kein bis zieml. viel schw. Pigm.
14. 8.46 viele zieml. viel bis viel rotes
kein bis etwas schw. } Pigm.
= orangerote und rotbraune Schnecken.

Kommentar: Die Nachkommen waren z. T. von der gleichen Farbe wie die Elterntiere (orangerot), z. T. jedoch durch Ausbildung von schwarzem Pigment dunkler (rotbraun).

Protokollauszug B 2 (Wald, orangerot)

8. 8.45	6 St. *A. empiricorum* orangerot (geschlechtsreif)	
1.11.45	zieml. viele *A. empiricorum* junge: lehmfarben und goldgelb	
13. 3.46	5 St. wenig rotes / kein schw.	Pigm.
	2 St. schwarz (!)	
14. 8.46	5 St. zieml. viel rotes / kein schw.	Pigm.
	= rote Schnecken.	

Kommentar: Schwarzes Pigment trat nicht auf; die Nachkommen färbten sich eindeutig rot aus (wie die Elterntiere). Die beiden am 13.3.46 protokollierten schwarzen Tiere konnten nachher nicht mehr beobachtet werden; sie müssen noch im gleichen Monate eingegangen sein. Es scheint sich hier um Mutationen gehandelt zu haben oder um rezessiv aus heterozygoten roten Elterntieren herausgespaltene dunkle Exemplare. Auf jeden Fall sind sie insofern von Interesse, als sie später nicht mehr nachgewiesen werden konnten, d.h. unter den natürlichen Lebensbedingungen der roten Schnecken nicht lebensfähig waren.

Protokollauszug C 2 (Alp, orangerot).

2. 8.45	6 St. *A. empiricorum* orangerot (geschlechtsreif).	
1.11.45	sehr viele *A. empiricorum* junge in 2 Gruppen: 1. goldgelb ohne / 2. olivfarben mit	schw. Pigm.
14. 4.46	sehr viele alle lehmfarben und alle wenig rotes Pigm., in 2 Gruppen: 1. kein / 2. wenig bis zieml. viel	schw. Pigm.
1. 6.46	3 (!) zieml. viel rotes / wenig bis viel schw.	Pigm.
31. 8.46	1 zieml. viel rotes / zieml. viel schw.	Pigm.

Kommentar: Die Nachkommen der orangeroten Elterntiere rwiesen sich auf Standort C als nicht lebensfähig. Nach Schneefällen m Monat Mai hielten sich nur noch wenige, und zwar ausnahmslos olche mit schwarzem Pigment, das Rücken und Schild überdeckte, nd das sich entsprechend der Lebensdauer der Tiere noch vermehrte.

usammenfassung über die 2 (orangerot)-Zuchten.

Die Nachkommen der orangeroten Elterntiere wiesen nur in B kein chwarzes Pigment auf, wo sie sich zur Farbe der Elterntiere ausfärbten. n A und in C gab es je zwei Gruppen, solche ohne und solche mit schwar-

zem Pigment. In A entwickelten sich beide Gruppen zu orangeroten, bzw. rotbraunen Tieren, während in C die meisten Schnecken frühzeitig eingingen und sich nur solche mit schwarzem Pigment etwas länger hielten.

Protokollauszug A 3 (Tal, schwarz).

1. 8.45	6 St.	*A. empiricorum* schwarze (geschlechtsreif).
1.11.45	viele	*A. empiricorum* junge: olivenfarben mit schw. Pigm.
13. 3.46	viele	lehmfarben: wenig rotes / viel schw. } Pigm.
14. 8.46	viele	wenig rotes, überdeckt mit zieml. viel bis viel schw. Pigm. = braunschwarze Schnecken.

Kommentar: Die Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren ebenfalls dunkel, jedoch etwas heller als die Elterntiere.

Protokollauszug B 3 (Wald, schwarz)

10. 8.45	6 St.	*A. empiricorum* schwarz (geschlechtsreif).
1.11.45	vereinzelte	*A. empiricorum* junge: goldgelb mit schw. Pigm.
13. 3.46	4 St.	wenig rotes / viel schw. } Pigm.
26. 6.46	3 St.	zieml. viel rotes / zieml. viel schw. } Pigm.
14. 8.46	3 St.	zieml. viel rotes / zieml. viel schw. } Pigm. = braune bis dunkelbraune Schnecken.

Kommentar: Durch Ausbildung von rotem Pigment neben dem leicht dominierenden schwarzen wurden die Nachkommen höchstens noch dunkelbraun. — Da nur wenige Schnecken aus den — wie in allen Kasten — zahlreichen Eiablagen geschlüpft waren, scheint ein ungünstiger Einfluss des Waldbiotops auf die schwarzen Tiere des höher gelegenen Weidenbiotops von Wirkung gewesen zu sein.

Protokollauszug C 3 (Alp, schwarz)

9. 8.45	6 St.	*A. empiricorum* schwarz (geschlechtsreif).
1.11.45	einige	*A. empiricorum* junge in 3 Gruppen: 1. lehmfarben mit zieml. viel / 2. lehmfarben mit wenig / 3. weissgelb ohne } schw. Pigm.
14. 4.46	einige	wenig rotes / viel schw. } Pigm.

23. 7.46 viele wenig rotes 〉 Pigm.
viel schw.
= braunschwarze Schnecken.

Kommentar: Aus den ursprünglichen drei Farbgruppen erhielt oder bildete sich bis zum Frühjahr eine einzige mit bereits viel schwarzem Pigment, aus der ausnahmslos braunschwarze Schnecken hervorgingen. — Der Grund, warum die Nachkommen nicht ebenso schwarz wurden wie die Elterntiere, mag in der Vegetation der C-Kasten liegen, die gegen den Sommer hin so üppig gedieh, dass die Schnecken etwas zu gut geschützt waren gegen die Einwirkungen des Wetters im Vergleich mit den bei ,,C" frei vorkommenden Tieren.

Zusammenfassung über die 3 (schwarz)-Zuchten.

Alle Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren heller als die Eltern: am hellsten (braun bis dunkelbraun) in B, weniger hell (braunschwarz) in A, kaum heller (braunschwarz) in C.

Besprechung der Ergebnisse des Verpflanzungsversuches.

Der Umstand, dass die eingesetzten Elterntiere in allen Kasten zur Kopulation schritten, dass sich in allen Kasten Eiablagen in grösserer Anzahl (Kasten A 1: 6 Ablagen, A 2: 6, A 3: 4, B 1: 2, B 2: 6, B 3: 7, C 1: 6, C 2: 9, C 3: 2, neben verstreut liegenden Einzeleiern) fanden, und dass auch überall normal Junge schlüpften, scheint dafür zu sprechen, dass der durch die Kasten geschaffene Lebensraum im grossen und ganzen den ,,Bedürfnissen" der Schnekken entsprach. Wenn trotzdem die Protokolle die Ausfärbung der Nachkommen nicht in allen Kasten an vielen und sehr vielen Schnecken aufzeigen, sondern zum Teil nur an einigen (A 1, C 1) oder gar nur an vereinzelten Exemplaren (B 1, B 2, C 2, B 3), so ist dies auf folgende Ursachen zurückzuführen:

1. Bei der grossen Nachkommenschaft, wie sie *Arion empiricorum* zeigt, ist naturgemäss mit einem grossen Abgang zu rechnen. So musste ich auch in vielen Kasten eine verhältnismässig grosse Sterblichkeitsquote in Kauf nehmen, ohne dass immer eine direkte Todesursache festzustellen war. Zu denken ist jedoch bei diesen Verpflanzungsversuchen an eine erhöhte selektive Wirkung der Umweltsbedingungen auf die standortsfremden Varietäten.

2. Es fand aus allen Kasten eine Entnahme von Eiern und Jungen für die Versuche unter künstlichen Bedingungen statt und zwar in folgender Anzahl:

Kasten	A 1: 48 Eier/12 Jungtiere	B 1: 6 E./3 J.	C 1: 6 E./ —
	A 2: 6 " /21 "	B 2: 60 " / —	C 2: 6 " /58 J.
	A 3: 27 " /20 "	B 3: 21 " / —	C 3: 6 " /6 J.

Dennoch führte der Verpflanzungsversuch zu bemerkenswerten Ergebnissen. In der nachfolgenden Diskussion sollen sie mit der Problemstellung in Zusammenhang gebracht werden:

Aus den Ergebnissen meiner Aufzuchtversuche in den Kasten im freien Gelände ist ersichtlich, dass

1. der Standort der Kasten auf die Ausfärbung von *Arion empiricorum* in allen Fällen von Bedeutung war. Ueberall zeigte sich in der Ausfärbung eine durch Vergleich deutlich feststellbare Tendenz zu der dem betreffenden Standort (ausserhalb der Kasten) spezifischen Farbe der Schnecke. Selbstverständlich kann nicht erwartet werden, dass die Nachkommen sich schon in der ersten Generation vollständig umgefärbt hätten, dazu wären Weiterzuchten über mehrere Generationen notwendig. Aber es ist erwiesen, dass in meinen Versuchen die Verhältnisse im Waldbiotop die braunen Schnecken der Ebene und die schwarzen der Alp in der Nachkommenschaft aufhellen, die Bedingungen in der Ebene schwarze aufhellen und rote zum Teil verdunkeln, während auf der Alp Tiere ohne dunkles Pigment eingehen und diejenigen, die überleben, sich mit zunehmendem Wachstum verdunkeln.

   Die Ergebnisse zeigen ferner, dass

2. bei *Arion empiricorum* eine deutliche, wenn auch nicht durchgehende Variabilität mit ziemlich grosser Variationsbreite vorhanden ist. Variabilität zeigten:
   die A 1 (Tal, braun)-Schnecken mit einer lehmfarbenen und einer rotbraunen Gruppe,
   die C 1 (Alp, braun)-Schnecken mit einer goldgelben und einer lehmfarbenen Gruppe,
   die A 2 (Tal, orangerot)-Schnecken mit goldgelben Jungen z.T. ohne, z.T. mit etwas schwarzem Pigment,

die B 2 (Wald, orangerot)-Schnecken mit lehmfarbenen und goldgelben Jungen,
die C 2 (Alp, orangerot)-Schnecken mit einer goldgelben Gruppe ohne schwarzes Pigment und einer olivfarbenen mit schwarzem Pigment,
die C 3 (Alp, schwarz)-Schnecken in drei Gruppen:
dunkel lehmfarben mit ziemlich viel schwarzem Pigment,
hell lehmfarben mit wenig schwarzem Pigment,
weissgelb ohne schwarzes Pigment.

Die Schnecken in B 1, A 3, B 3 wiesen einheitliche Junge auf.

Die Tabelle 3 zeigt die Farbe der Jungtiere zusammengestellt nach der Farbe der Eltern, bzw. nach dem Standort der Kasten. Aus ihr kann der Variabilitätsbereich unmittelbar herausgelesen werden.

Tabelle 3.

Die Farbe der Jungtiere nach dem Schlüpfen.

	braune Eltern (1-Tiere)	rote Eltern (2-Tiere)	schwarze Eltern (3-Tiere)
A-Kasten (Talebene) (460 m)	2 Gruppen: 1. Grundton lehmf. 2. Grundton rotbr. beide mit etwas schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. goldgelb mit etwas schw. Pigm. 2. goldgelb ohne schw. Pigm.	olivfarben mit schw. Pigm.
B-Kasten (mittlere Waldlage) (650 m)	lehmfarben mit etwas schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. lehmfarben 2. goldgelb	goldgelb mit schw. Pigm.
C-Kasten (freie Alp.) (1170 m)	2 Gruppen: 1. goldgelb 2. lehmfarben beide mit etwas schw. Pigm.	2 Gruppen: 1. goldgelb ohne schw. Pigm. 2. olivfarben mit schw. Pigm.	3 Gruppen: 1. dunkel lehmf. mit zieml. viel schw. Pigm. 2. hell lehmf. mit wenig schw. Pigm. 3. weissgelb ohne schw. Pigm.

Was das Auftreten von spontanen Farbänderungen betrifft, so ist mit meinen Aufzuchtversuchen nichts erwiesen. Bei den zwei

protokollierten schwarzen Jungtieren in B 2 (s. Seite 389) könnte es sich nach meiner Ansicht um einen Fall von Mutation handeln. Ebenso wäre dies denkbar bei der dritten Gruppe der C 3-Tiere (weissgelbe Junge ohne schwarzes Pigment, s. Seite 390). Allerdings besteht im ersten Fall (schwarze B 2-Tiere) die Möglichkeit einer stattgefundenen Aufspaltung heterozygoter Elterntiere; bei den C 3-Tieren wäre dies nur möglich, wenn es sich bei den schwarzen Elterntieren ebenfalls um heterozygote Tiere handelte mit dominantem Schwarzmerkmal.

4. Bei *Arion empiricorum*, deren Nachkommen nicht einheitlich gefärbt sind, findet offensichtlich eine Selektion statt, indem sich nur diejenigen Tiere (besser) entwickeln, die zum vornherein die dem betreffenden Standort adaequate Farbe aufweisen. Es sind eingegangen, bzw. haben sich normal entwickelt:

   von A 1 (Tal, braun) die rotbraune, bzw. lehmfarbene Gruppe;
   von C 1 (Alp, braun) die goldgelbe, bzw. lehmfarbene Gruppe mit ziemlich viel schwarzem Pigment;
   von C 2 (Alp, orangerot) die Gruppe ohne schwarzes Pigment, bzw. diejenige mit schwarzem Pigment.

Bei C 3 (Alp, schwarz) geht nicht eindeutig hervor, ob die Gruppen 2 (hell lehmfarben mit wenig schwarzem Pigment) und 3 (weissgelb ohne schwarzes Pigment) während des Winters eingegangen sind oder sich durch vermehrte Ausbildung von schwarzem Pigment der Gruppe 1 (dunkel lehmfarben mit ziemlich viel schwarzem Pigment) angeglichen haben. Das erstere dürfte eher zutreffen. Im Falle einer Mutation bei der Gruppe 3 könnte ein Fall einer lebensuntauglichen (letalen oder semi-letalen) Mutation vorliegen.

In den Fällen des Auftretens ganz abweichend gefärbter Individuen, also z.B. B 2, C 3, ist, ganz unabhängig von ihrer Entstehungsweise, zu betonen, dass sie bei den ihrer Farbe nicht adäquaten Standortverhältnissen sich jedesmal als nicht lebenstüchtig erwiesen haben.

2. Die Versuche unter künstlichen Bedingungen.

Aus den auf Seite 380 angeführten Ueberlegungen geht hervor dass an eine Beeinflussung der Färbung der Wegschnecke durch Umweltfaktoren von Anfang an zu denken war (Fall 2 und 3)

Aus diesem Grunde habe ich als Ergänzung zu den Freilandversuchen auch einige Zuchtversuche unter künstlichen Bedingungen durchgeführt, von welchen ich nähern Aufschluss über die einzelnen Faktoren, die den Gang der Verfärbung beeinflussen, zu erhalten hoffte. Zugleich sollten diese Versuche dazu dienen, eine Reserve an Jungtieren anzulegen für den Fall, dass in einzelnen Kasten die Jungschnecken das Versuchsjahr, vor allem den Winter, nicht überstehen würden. Wohl erwiesen sich die Kasten als zweckmässig und für das Gedeihen der Tiere günstig (rege Kopulation mit nachfolgender Eiablage schon bald nach dem Einsetzen der Elterntiere), aber die Bedrohung durch äussere Gefahren war gross, obschon ich ihnen durch fleissig durchgeführte Kontrollen, solid gebaute und gut verschlossene Kasten und durch mehrfachen Stacheldrahtzaun so gut als möglich zu begegnen suchte.

Die Versuche unter künstlichen Bedingungen, welche aus den später noch erwähnten Gründen (s. Seite 416) leider nur in beschränktem Umfange durchgeführt werden konnten, sollten über folgende Fragen Aufschluss geben:

1. Bedeutung des Temperatur-Faktors;
2. ,, ,, Luftdruck-Faktors (Sauerstoff-Angebot);
3. ,, ,, Feuchtigkeits-Faktors.

Versuche über den Einfluss der Nahrung und des Säuregehalts des Bodens führte ich nur während kurzer Dauer durch als Ergänzung früher gemachter Versuche anderer Autoren, bzw. eigener Beobachtungen und Feststellungen, sowie gemachter Messungen (Säuregehalt des Bodens). Es wird davon ebenfalls die Rede sein.

Als Versuchsmaterial verwendete ich Eier oder frischgeschlüpfte Jungtiere, welche ich ausnahmslos den Kasten im Freien entnahm, um über die Herkunft Gewissheit zu haben.

Als Behälter verwendete ich Glasflaschen (2 dl) mit weitem Hals (wie sie auch für Drosophila-Zuchten verwendet werden), die ich mit feinmaschigem Drahtgeflecht abschloss. Auf dem Boden der Gläser verhinderte Filtrierpapier ein Ansammeln von Wasser (Kondenswasser, Wasser beim künstlichen Befeuchten), aus dem junge Schnecken meist nicht mehr wegkriechen können und als Folge davon zugrunde gehen.

Für die Fütterung verwendete ich Karotten, Salat, Spinat, Kartoffeln, Teigwaren, Bohnen, alles getrennt (s. Abschnitt über den Einfluss der Nahrung, Seite 413). Das Futter musste in verschieden grossen Zeitabständen, je nach dem Alter der Schnecken, der Art des Versuches

und der Jahreszeit gewechselt werden. Bei längerem Liegenlassen begann es bald zu faulen oder wurde von Schimmelpilz befallen, was beides in kurzer Zeit die Schnecken zum Eingehen bringen kann. Aus diesem Grunde, und weil die Fresslust (und damit natürlich das Wachstum) der Schnecken direkt abhängig ist vom Zustand des Futters, wechselte ich so oft als möglich.

Während bei normalem Wetter im erwähnten Futter genug Feuchtigkeit vorhanden war, erforderte der häufig auftretende Föhn des St. Galler Klimas oft eine zusätzliche Befeuchtung der Gläser.

Mit dem Futterwechsel wurden gleichzeitig die Gläser von den Exkrementen und den Schleimspuren gesäubert, ausgespült und mit frischem Filtrierpapier belegt.

Die Versuche über die Bedeutung des Temperaturfaktors führte ich bei mir zuhause (St. Gallen) durch, während der Luftdruck- und der Feuchtigkeits-Versuch im Laboratorium des Universitätsinstitutes zur Durchführung gelangten.

a. Der Temperatur-Versuch.

Meine zu allen Jahres- und Tageszeiten durchgeführten Protokollgänge auf der Piste, sowie spezielle Temperaturmessungen (s. unten), liessen die Vermutung aufkommen, dass der temperaturausgleichende Charakter des Waldbiotopes, bzw. die mehr extremen Temperaturverhältnisse im freien Gelände der Alpwiesen von Einfluss auf die Ausfärbung sein könnten. Es würden sich damit tatsächlich die Beobachtung von Künkel, bzw. Marenbach (s. Seite 355) bestätigen, wonach gleichmässig mittlere Temperatur die Ausbildung des schwarzen Pigments hemmt, bzw. die des gelben/roten Pigmentes fördert.

aa. *Der Wärme-Versuch.*

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser am wärmsten Ort meiner Wohnung aufgestellt: neben Zentralheizung, bzw. Kochherd, auf sonnigem Balkon oder Fenstersims (von direkter Sonnenbestrahlung aber abgeschirmt); tiefste gemessene Temperatur 13° C, höchste 30° C, durchschnittlich 20—25° C.

Protokollauszug der Versuche.

1. Versuch:

3.11.45 5 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 1 (Tal, braun):
3 Grundton rotbraun
2 Grundton lehmfarben } etwas schw. Pigm.

29.12.45 4 St. 2 stark rot mit wenig / 2 hellrot mit zieml. viel > schw. Pigm.
8. 3.46 3 St. 1 viel rotes und wenig / 2 viel rotes und zieml. viel > schw. Pigm.
22. 5.46 1 St. viel rotes / zieml. viel schw. > Pigm.

K o m m e n t a r : Andauernde Wärme scheint für das Gedeihen der Schnecken auf die Dauer nicht zuträglich zu sein. Keines der Versuchstiere konnte sich vollständig entwickeln; das letzte ging nach 7 Monaten ein.

Um einen eventuellen Einfluss der Wärme speziell auf die Ausbildung des schwarzen Pigmentes nachzuweisen, führte ich parallel zum vorhergenannten Versuch noch drei weitere Versuche (2. bis 4. Versuch) durch mit „2"–(Abstammung von orangeroten) Schnecken (alle ohne schwarzes Pigment) in den verschiedensten Entwicklungsstufen:

2. V e r s u c h :

29.12.45 2 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Tal, orangerot):
viel rotes < 1 mit schw. Pigm. / 1 ohne schw. Pigm.
8. 4.46 2 St. do.
5. 5.46 †

3. V e r s u c h :

11. 5.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Tal, orangerot):
wenig rotes, kein schw. Pigm.
11. 6.46 3 St. zieml. viel rotes, kein schw. Pigm.
1. 7.46 †

4. V e r s u c h :

14. 4.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten C 2 (Alp, orangerot):
wenig rotes, kein schw. Pigm.
11. 5.46 4 St. do.
11. 6.46 1 St. zieml. viel rotes, kein schw. Pigm.
14. 6.46 †

K o m m e n t a r : Die Versuche 2 bis 4 bestätigen, dass andauernde Wärme den Tieren schadet. Sie zeigen ferner, dass Wärme in keinem Fall die Bildung von schwarzem Pigment auslöst.

E r g e b n i s m e i n e r W ä r m e - V e r s u c h e .

1. Andauernde Wärme schadet den Tieren.
2. Andauernde Wärme hat keinen Einfluss auf die Ausfärbung (eine verstärkte Bildung von rotem Pigment geht mit dem Wachstum parallel): vor allem erfolgt keine vermehrte Ausbildung von schwarzem Pigment.

bb. *Der Kälte-Versuch.*

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser aufgestellt auf dem Balkon meiner Wohnung (Winter, Nacht), bzw. im Eisschrank (Sommer, Tag), je nach Jahres- und Tageszeit, sodass die Temperatur nie unter 0° C und nie über 4° C ging.

Protokollauszug der Versuche.

1. Versuch:

3.11.45 5 St. *A. empiricorum* aus Kasten A (Tal, braun):
3 Grundton rotbraun / 2 ,, lehmfarben > mit schw. Pigm.
12.12.45 alle † (infolge Temperatursturz in der Nacht).

2. Versuch:

21.12.45 3 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 1 (Tal, braun):
wenig rotes / wenig schw. > Pigm. Länge: 12 mm.
8. 3.46 3 St. wenig rotes / zieml. viel schw. > Pigm.
11. 6.46 3 St. wenig rotes / viel schw. > Pigm. Länge: 14—18 mm.
15. 8.46 †

Kommentar: Andauernde Kälte hemmt in erster Linie das Wachstum von *Arion empiricorum.* Nach sechs Monaten Versuchsdauer waren die Tiere kaum grösser als zu Beginn. In Bezug auf die Ausfärbung war eine deutliche Verdunkelung feststellbar, indem das wenig vorhandene rote Pigment zunehmend durch schwarzes überdeckt wurde.

Von einem dritten Versuch mit etwas älteren Tieren, die bereits über viel rotes Pigment verfügten, erhoffte ich weiteren Aufschluss über die Korrelation Kälte/schwarze Farbe:

3. Versuch:

22. 2.46 3 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Wald, orangerot):
stark rot pigm.
1 etwas schw. pigm. Länge: 22—28 mm.
19. 8.46 3 St. viel rotes / 1 zieml. viel schw. > Pigm. Länge: 24—28 mm.

Kommentar: Dieser dritte Versuch bestätigt die Resultate des zweiten: In sechs Monaten waren die Tiere nicht gewachsen; das Jungtier mit etwas schwarzem Pigment vermehrte dieses, während alle Tiere am Schluss gleich viel rotes Pigment aufwiesen.

Ergebnis meiner Kälte-Versuche.

1. Andauernde Kälte blockiert das Wachstum von *Arion empiricorum.*

2. Kälte fördert (wo bereits vorhanden) die Ausbildung des schwarzen Pigments.

cc. *Der Gleichmässigkeits-Versuch.*

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser in einem Zimmer meiner Wohnung, so aufgestellt und geschützt, dass Temperatur möglichst gleichmässig; tiefste gemessene Temperatur 9½° C, höchste 20½° C, durchschnittlich 12-16° C.

Protokollauszug der Versuche.

Versuche mit Eiern.

1. Versuch:

1. 9.45	9	Eier, leicht gelblich aus Kasten A 1 (Tal, braun).
13. 9.45	2	A. *empiricorum:* gelblich bis goldgelb.
28.11.45	2	lehmfarben: etwas dunkles Pigm.
21.12.45	4	2 Gruppen: ältere lehmfarben; jüngere roter Grundton.
8. 3.46	4	2 Gruppen: 1. wenig rotes, zieml. viel schw. Pigm. 2. sehr viel rotes, kein schw. Pigm.
11. 5.46	1	zieml. viel rotes / zieml. viel schw. } Pigm.

Kommentar: Aus den neun Eiern schlüpften nur vier Tiere, wovon drei vor der definitiven Verfärbung eingingen, unabhängig davon, welcher Farbgruppe sie angehörten. Der einzige Ueberlebende entstammte der Gruppe mit ziemlich viel schwarzem Pigment.

2. Versuch:

1. 9.45	9	Eier, weissgelblich bis gelblich aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).
18. 9.45	1	*A. empiricorum:* goldgelb
23. 9.45	2	do.
27.10.45	2	stark rot, 1 etwas schw. Pigm.
17.11.45	3	do.
8. 3.46	3	sehr viel rotes, 1 etwas schw. Pigm.
2. 4.46	3	do.
10. 5.46		†

Kommentar: Aus neun Eiern schlüpften drei Junge, die vor der endgültigen Ausfärbung eingingen. Immerhin ist anzunehmen, dass sich die Tiere rot ausgefärbt hätten, wovon eines mit etwas schwarzem Pigment rotbraun.

3. Versuch:

1. 9.45	9	Eier, weissgelb bis gelblich aus Kasten A 3 (Tal, schwarz) und B 3 (Wald, schwarz).
17. 9.45	1	*A. empiricorum:* weissgelb.
5.10.45	1	gelblich-braun.
28.11.45	1	viel rotes Pigm., schw. Pigm. beginnt zu überdecken.
8. 3.46	1	weniger rot, schw. Pigm. vor allem hinten.
11. 6.46	1	wenig rotes / wenig schw. > Pigm., blasses Aussehen.
1. 7.46		†

Kommentar: Das einzige Junge, das von neun Eiern geschlüpft war, degenerierte vor der definitiven Ausfärbung und ging ein.

Ergebnis meiner Gleichmässigkeits-Versuche mit Eiern.

1. Aus den Versuchen mit Eiern geht nur hervor, dass künstliche gleichmässig mittlere Temperatur für das Schlüpfen von *Arion empiricorum*, sowie auch für die weitere Entwicklung nicht förderlich ist.

2. Von einem Einfluss speziell auf die Farbe kann nicht gesprochen werden.

Versuche mit frischgeschlüpften Schnecken.

1. Versuch:

3.11.45	3 St.	*A. empiricorum* aus Kasten B 1 (Wald, braun): alle rotes Pigm., kein bis etwas schw. Pigm., je nach der Grösse.
29.12.45	3 St.	viel rotes / alle schw. > Pigm.
8. 3.46	3 St.	viel rotes / zieml. viel schw. > Pigm.

Kommentar: Junge Schnecken brauner Eltern gedeihen gut in gleichmässig mittlerer Temperatur und nehmen die Farbe der Eltern an.

2. Versuch:

3.11.45	6 St.	*A. empiricorum* aus Kasten B 2 (Wald, orangerot): alle viel rotes, kein schw. Pigm.

8. 3.46 2 St. viel rotes Pigm.
13. 4.46 2 St. viel rotes / kein schw. > Pigm.

Kommentar: Junge Schnecken orangeroter Eltern gedeihen gut in gleichmässig mittlerer Temperatur und nehmen die Farbe der Eltern an. Vier Tiere gingen frühzeitig zugrunde, weil sie zu viel Wasser erhielten und als Folge davon „zerplatzten".

Um zu prüfen, ob nicht doch durch gleichmässig mittlere Temperatur eine Aufhellung stattfindet, hielt ich noch zweimal vier Jungtiere, die bereits schwarzes Pigment aufwiesen, unter den genannten Bedingungen:

3. Versuch:

11. 5.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 2 (Tal, orangerot): zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.
4. 9.46 2 St. do.

4. Versuch:

11. 5.46 4 St. *A. empiricorum* aus Kasten A 3 (Tal, schwarz): zieml. viel rotes, viel schw. Pigm.
11. 8.46 4 St. wenig rotes, viel schw. Pigm.

Kommentar: Vier, bzw. drei Monate Versuchsbedingungen hatten keinen Einfluss auf die Ausfärbung der Schnecken; es fand vor allem keine Aufhellung statt.

Ergebnis meiner Gleichmässigkeits-Versuche mit Jungen.

1. Gleichmässig mittlere Temperatur scheint für die Weiterentwicklung von jungen *Arion empiricorum* förderlich zu sein.

2. Gleichmässig mittlere Temperatur hat bei *Arion empiricorum* keinen Einfluss auf den Gang der Ausfärbung; es findet insbesondere keine Aufhellung statt.

dd. *Der Extrem-Versuch.*

Versuchsbedingungen: Aufzucht-Gläser aufgestellt während des Tages am wärmsten Ort meiner Wohnung im Wechsel mit dem kältesten während der Nacht, je nach Jahreszeit auf dem sonnigen Balkon (geschützt vor direkter Sonne) oder neben der Zentralheizung (oder dem Kochherd), bzw. im Eisschrank oder unter dem Fenster, jedoch stets so, dass Temperatur nie über 30° C, bzw. unter 0° C ging. Minimaler Unterschied: 12° C, maximaler: 28° C, im Durchschnitt ca. 16—18° C. Unterschied.

Protokollauszug der Versuche.

Versuche mit Eiern.

1. Versuch:

6. 9.45	9 Eier, weissgelblich, aus Kasten A 1 (Tal, braun).
14. 9.45	3 *A. empiricorum:* gelblich bis goldgelb.
21. 9.45	4 †
15. 2.46	letzte Eier zusammengefallen.

Kommentar: Aus 9 Eiern schlüpften bei extremen Temperaturen nur vier Junge; man kann annehmen, dass es die ältesten sind und somit nur noch eine, bzw. zwei Wochen unter den Versuchsbedingungen bleiben mussten bis zum Schlüpfen. Lebenskräftig waren aber auch diese Jungen nicht. Die Eier erhielten sich zum Teil bis 22 Wochen, um sich dann plötzlich aufzulösen.

2. Versuch:

6. 9.45	9 Eier, weissgelblich bis gelblich aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).
18. 9.45	1 St. *A. empiricorum* am Schlüpfen: †
17.11.45	alle Eier zerfallen.

Kommentar: Die Eier roter Eltern erwiesen sich als noch empfindlicher auf extreme Temperaturen als die brauner Eltern. Nur ein Junges schlüpfte, starb aber gleich darauf, und nach 10 Wochen waren alle Eier aufgelöst.

3. Versuch:

6. 9.45	9 Eier, milchig weiss bis gelblich aus Kasten A 3 (Tal, schwarz) und B 3 (Wald, schwarz).
18. 9.45	1 St. *A. empiricorum* am Schlüpfen: †.
17.12.45	letzte Eier eingegangen.

Kommentar: Von den Eiern schwarzer Elterntiere gingen alle innerhalb 14 Wochen ein. Ein Junges konnte auskriechen, erwies sich aber als nicht lebensfähig.

4. Versuch:

29.12.45	6 Eier, weiss bis gelblich aus Kasten C 3 (Alp, schw.).
2. 4.46	alle Eier †.

Kommentar: Alle 6 Eier schwarzer Elterntiere gingen innerhalb 13 Wochen ein.

Ergebnis meiner Extrem-Versuche mit Eiern.

1. Eier von *Arion empiricorum* gehen bei extremen Temperaturen ein und zwar:

1 (braune)-Eier spätestens nach 22 Wochen;
2 (orangerote)-Eier spätestens nach 10 Wochen;
3 (schwarze)-Eier spätestens nach 14 und 13 Wochen.

2. Es schlüpften zwei Junge, überlebten jedoch den Schlüpfungstag nicht.

Versuche mit Jungen.

1. Versuch:

4.11.45	6 St.	*A. empiricorum* aus Kasten C 1 (Alp, braun): alle rotes, wenig bis viel schw. Pigm.
29.12.45	5 St.	viel rotes, überdeckt durch schw. Pigm.
8. 3.46	3 St.	viel rotes Pigm. zieml. viel schw. Pigm. (je grösser umso mehr).
5. 8.46	3 St.	viel rotes / ganz wenig schw. } Pigm.

Kommentar: Von den sechs Jungen waren drei, nach Reduktion von schwarzem Pigment in der zweiten Hälfte des Wachstums, bei Versuchsabschluss rotbraun. (Die übrigen drei Tiere konnten aus dem Glas kriechen und trockneten ein).

2. Versuch:

3.11.45	10 St.	*A. empiricorum* aus Kasten C 2 (Alp, orangerot): alle rotes, 4 ohne schw. / 6 mit schw. } Pigm.
8. 3.46	9 St.	alle zieml. viel rotes, 4 ohne schw. / 5 mit schw. } Pigm.
29. 4.46	alle †.	

Kommentar: Die Tiere gingen infolge direkter Sonnenbetrahlung unmittelbar nach der Fütterung ein, bevor sie ganz ausgefärbt waren. Immerhin vermochte eine mehr als fünf Monate dauernde Haltung unter extremen Temperaturbedingungen keine Veränderung in der Farbe hervorzubringen. Vor allem bildete die Gruppe ohne schwarzes Pigment nachträglich kein solches aus.

3. Versuch:

29.12.45	1 St.	*A. empiricorum* aus Kasten C 1 (Alp, braun): rotes Pigm., überdeckt durch zieml. viel schw.
21. 3.46	1 St.	do.

Kommentar: 10 Wochen extreme Temperaturverhältnisse führten keine Farbänderung herbei bei einer C 1-Schnecke.

4. Versuch:

29.12.45	1 St.	*A. empiricorum* aus Kasten C 2 (Alp, orangerot): viel rotes, wenig schw. Pigm.
22. 3.46	1 St.	do.

Kommentar: 10 Wochen extreme Temperaturverhältnisse vermochten eine C 2-Schnecke bezüglich der Farbe nicht zu ändern.

5. Versuch:

21.12.45	6 St.	*A. empiricorum* aus Kasten C 3 (Alp, schwarz): zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.
11. 6.46	6 St.	do.

Kommentar: 24 Wochen dauernde Beeinflussung durch extreme Temperaturen änderte bei sechs C 3-Schnecken die Farbe nicht.

Die Tiere der Versuche 3, 4 und 5 waren ursprünglich für andere Versuche vorgesehen. Um den Einfluss extremer Temperaturverhältnisse auf bereits etwas entwickeltere Tiere, als es die frischgeschlüpften in Versuch 1 und 2 waren, zu prüfen, verwendete ich sie für Extrem-Versuche.

Ergebnisse meiner Extrem-Versuche mit Jungen.

1. Es liegt in der Versuchsanordnung von Extrem-Versuchen, dass die Tiere Schädigungen, denen sie sich in der freien Natur entziehen können, in hohem Masse ausgesetzt sind. Unter diesen Umständen überrascht es nicht, dass der Abgang bei dieser Versuchsgruppe ein ziemlich grosser war.

2. Das vorliegende Untersuchungsmaterial zeigt trotzdem, dass extreme Temperaturverhältnisse die Farbe nicht zu beeinflussen vermögen; insbesondere konnte in keinem Fall eine Verdunklung festgestellt werden.

3. In einem einzigen Versuch (Versuch 1) waren von sechs Versuchstieren drei bei Versuchsabschluss heller als die Elterntiere (rotbraun). Da diese Erscheinung aber nicht bestätigt wurde in einem zweiten Versuch (s. Versuch 3), vielmehr auch in allen übrigen Versuchen Unbeeinflussbarkeit durch extreme Temperaturen eindeutig war, sehe ich in dieser einmaligen Aufhellung keinen Beweis.

Zusammenfassung der Ergebnisse meines Temperatur-Versuches

Die vier durchgeführten Versuche zeigten folgendes:

1. Wärme (andauernde) schädigt die Tiere.
   ,, hat keinen Einfluss auf die Ausfärbung.

2. Kälte (andauernde) blockiert das Wachstum der Tier
   ,, fördert (wo bereits vorhanden) d
   Ausbildung des schwarzen Pigment

3. Gleichmässige mittlere Temperatur

ist für das Schlüpfen, sowie für die weitere Entwicklung der geschlüpften Tiere nicht förderlich.

fördert dann die Entwicklung, wenn die Tiere vor Versuchsbeginn bereits geschlüpft sind.

hat keinen Einfluss auf den Gang der Verfärbung; es findet besonders keine Aufhellung statt.

4. Extreme Temperaturverhältnisse

zerstören die Eier; Tiere, die ausnahmsweise zum Schlüpfen kommen, gehen sofort ein.

ermöglichen dann ein Wachstum über längere Zeit, oder bis zur Ausfärbung, wenn bereits geschlüpfte Tiere unter die Versuchsbedingungen gestellt werden.

haben keinen Einfluss auf die Verfärbung.

b. Der Luftdruck-Versuch.

Die Angaben in der Literatur, welche grössere Meereshöhe gegenüber kleinerer verantwortlich machen für veränderte Färbung, vor allem aber auch das Ergebnis aus meinen Pistenprotokollen, drängen zur Frage, ob nicht der unterschiedliche Luftdruck (resp. das unterschiedliche Sauerstoff-Angebot) diese Andersfärbung bewirkt. Ein entsprechender Versuch sollte Aufschluss über diese Frage geben.

Versuchsbedingungen: Der Luftdruckversuch wurde im Laboratorium des Zoologischen Institutes durchgeführt. Die Apparatur estand aus einer luftdicht abgeschlossenen Glasglocke, in der vermittelst iner Wasserstrahlpumpe der Druck herabgesetzt wurde. Ein eingechlossener Höhenmesser (Höhenmesser der G. Lufft Metallbarometerabrik, G.m.b.H., Stuttgart) ermöglichte eine sehr genaue Kontrolle nd damit eine Konstanz des Luftdruckes. Die Luft wurde alle 2 bis 3 age erneuert, gleichzeitig die Versuchsgläser gereinigt und frisches utter gegeben. Die näheren Versuchsbedingungen waren folgende:

Dauer des Versuches: 12.9.45 bis 15.6.46.

Ausgangsmaterial: je 6 Eier der orangeroten, braunen und schwarzen arbvarietät in einem Glas mit Drahtgeflechtabschluss.

Höhe des Luftdruckes: 592 mm Hg = 2200 m.

Tabelle 4.

Unterschiedliche Hemmung des Wachstums bei den Farbvarietäten von Arion empiricorum *durch verminderten Luftdruck im Aufzuchtversuch unter künstlichen Bedingungen.*

Länge der Schnecken (in mm).						
	gemessen am 27.12.1945			gemessen am 15.6.1946		
	Luftdruck-Versuch	Kontroll-Versuch (Feuchtigkeits-Versuch).		Luftdruck-Versuch	Kontroll-Versuch (Feuchtigkeits-Versuch).	
		feucht	trocken		feucht	trocken
braun (B 1)	10,5* 9 8		10	40 32 29		40
geschlüpft:	22.9.45		8.12.45	22.9.45		8.12.45
orangerot (B 2)	21* 19 18 18 11	27 25 24 21	28 28 27 26 25 24	42 39 37 34 24	74 62 51	78 64 56 50 44
geschlüpft:	29.9.45	25.10.45	4.10.45	29.9.45	25.10.45	4.10.45
schwarz (B 3)	30* 30 26	30 24 21		52 48 40	48 44 38	
geschlüpft:	4.10.45	18.10.45		4.10 45	18.10.45	

* vergl. Abbildung 19.

Protokollauszug des Versuches.

1. Glas:

12. 9.45 6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).
22. 9.45 3 St. *A. empiricorum:*
rotes Pigm. am ganzen Körper.
etwas schw. Pigm. über den Rücken.
26. 1.46 3 St. zieml. viel schw. Pigm.
15. 6.46 3 St. 1 zieml. viel rotes, zieml. viel schw. Pigm.
2 viel rotes, viel schw. Pigm.

Kommentar: Von den drei Nachkommen der schokoladebraunen Elterntiere nahm das eine den Farbton der Eltern an (schokbr.), während die anderen beiden dunkler wurden (dbr.).

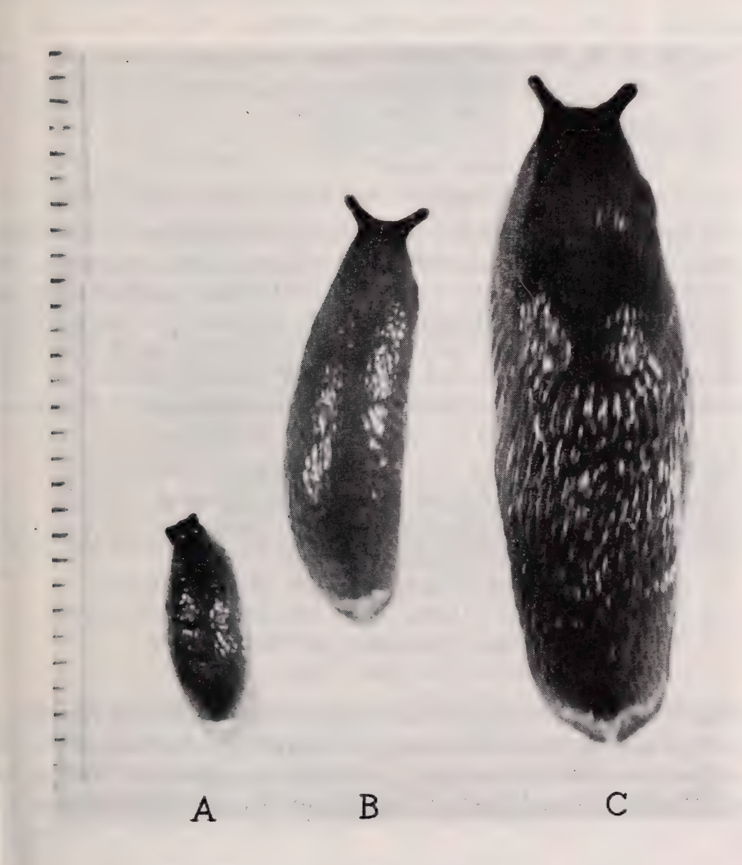


ABB. 19.

Unterschiedliche Hemmung des Wachstums bei den Farbvarietäten von *rion empiricorum* durch verminderten Luftdruck (vergl. Tabelle 4). (braune Varietät): 10,5 mm = gehemmt, B (orangerote Varietät): 21 mm = ehemmt, C (schwarze Varietät): 30 mm = normal; geschlüpft vom 22.9. bis 10.1945, gemessen am 27.12.1945.

Noch bemerkenswerter als diese feststellbare Tendenz zur Verdunelung ist eine auffällige Hemmung des Wachstums bei den drei Jungeren, wie sie sich deutlich ergibt bei einer vergleichenden Betrachtung ler Luftdrucktiere (s. Abb. 19 und Tabelle 4).

2. Glas:

12. 9.45	6 Eier aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).	
29. 9.45	6 St.	*A. empiricorum:* intensiv rot pigm.
17.11.45	6 St.	do., 2 davon etwas schw. Pigm. (Schild).
4. 2.46	5 St.	do., schw. Pigm. stärker.
21. 5.46	5 St.	alle viel rotes Pigm. 2 stark dunkel. 1 etwas schw. Pigm.
15. 6.46	5 St.	alle viel rotes Pigm. 2 ohne schw. } Pigm. 3 wenig bis zieml. viel schw. } Pigm.

Kommentar: Zwei der orangeroten Nachkommen waren ohne schwarzes Pigment, also orangerot wie die Eltern; drei hingegen waren durch schwarzes Pigment dunkler gefärbt: rotbraun. Es fand somit bei diesen Tieren eine Nachdunkelung statt im Verlaufe der Entwicklung. Noch ausgeprägter als bei den B 1-Tieren konnte auch hier eine empfindliche Wachstumshemmung registriert werden, welche wie dort zu Kümmerformen führte, die früher oder später eingingen (s. Tabelle 4)

3. Glas:

12. 9.45	6 Eier aus Kasten B 3 (Wald, schwarz).	
4.10.45	3 St.	*A. empiricorum:* rotes Pigm. schw. Pigm. über den ganzen Rücken.
13. 2.46	3 St.	rotes Pigm., ganz überdeckt durch schw.
15. 6.46	3 St.	zieml. viel rotes, überdeckt durch zieml. viel schw. Pigm.

Kommentar: Die drei Nachkommen der schwarzen Elterntier entwickelten sich durch zunehmende Verdunkelung (Ueberdeckung de roten Pigmentes durch schwarzes) ebenfalls zu schwarzen Tieren. Ir Gegensatz zu den B 1-und den B 2-Tieren kann bei einer Betrachtung de Grössenverhältnisse nicht von einer Wachstumshemmung gesproche werden; zur Zeit der vergleichenden Grössenmessung wiesen die B 3 Tiere eine dem Alter entsprechende Länge auf (s. Tabelle 4).

Kontroll-Versuch: Der „Trocken"-Versuch des Feuchti keits-Versuches (s. dort) galt gleichzeitig als Kontrolle zum Luftdruck Versuch.

Ergebnis des Luftdruckversuches.

Künstliche Luftdruckverminderung, die einer Meereshöhe v 2200 m entspricht, ergab bei den drei Farbvarietäten bei d Mehrzahl der Nachkommen eine Verdunkelung; es waren nämli dunkler als die Elterntiere:

von 3 braunen Tieren: 2 (dbr.),
" 5 orangeroten " 3 (rotbr.),

während die übrigen, sowie die schwarzen Tiere, den Farbton der Eltern annahmen, somit also kein Tier heller war.

Bei künstlicher Luftdruckverminderung erleiden die braunen und die roten Jungtiere eine empfindliche Wachstumshemmung, während die schwarzen Tiere sich normal entwickeln. Es scheint, dass die erstgenannten Tiere vermindert lebensfähig sind unter geringerem Luftdruck, während es nicht überrascht, dass die schwarzen Schnecken unter dem ihnen im Freien zukommenden (niedrigen) Luftdruck zur normalen Grösse auswachsen. Sie sind offensichtlich dem geringeren Luftdruck (geringeren Sauerstoff-Angebot) angepasst.

Wenn in der Tabelle 4 die anfänglich stark ausgeprägten unterschiedlichen Grössenverhältnisse bei der zweiten Messung (15.6.46) nicht mehr im genannten Ausmasse vorhanden sind, so rührt das von den mit zunehmender Grösse zunehmend schlechteren Lebensbedingungen unter der abgeschlossenen Glasglocke her, deren Luft ja nur alle 2 bis 3 Tage gewechselt wurde. Es trat gegen das Ende des Versuchs eine allgemeine Wachstumshemmung ein.

c. Der Feuchtigkeits-Versuch.

Ein auffälliger Unterschied zwischen den Verhältnissen im Waldbiotop und den Verhältnissen auf der freien Alp liegt in dem grösseren Feuchtigkeitsgehalt der Luft im ersteren und der grösseren Trockenheit im offenen Gelände. Ein Versuch, der in dieser Beziehung Aufschluss geben sollte, war daher naheliegend. „Vermag gleichmässig feuchte Atmosphäre gegenüber einer trockneren aufhellend wirken", war die Frage, die dem Feuchtigkeitsversuch zugrunde lag.

Versuchsbedingungen: Der Feuchtigkeitsversuch wurde ebenfalls im Laboratorium des Zoologischen Institutes durchgeführt. Die Versuchsanordnung bestand aus einem grösseren Glas, zugedeckt mit einem geschliffenen Glasdeckel, in dem durch Verdunstung von Wasser aus einem Schälchen eine feuchtigkeitsgesättigte Atmosphäre erzeugt wurde. Die Luft und gleichzeitig das Futter wurden alle 2 bis 3 Tage erneuert. In dieses zugedeckte Glas hinein kamen die drei Gläser

mit den Versuchstieren, bzw. den Eiern („Feucht“-Versuch). In einem gleichen aber offenen Glase mit dem Feuchtigkeitsgehalt der Umgebung (also kein erhöhter Feuchtigkeitsgrad) wurden die Kontrolltiere gehalten („Trocken“-Versuch).

Nachstehend die näheren Versuchsbedingungen:

Dauer des Versuches: 19.9.45 bis 15.6.46.

Ausgangsmaterial: je drei mal sechs Eier der drei Farbvarietäten in Gläsern in gedecktem, bzw. ungedecktem grösseren Glase mit gesättigter (100%), bzw. normaler Atmosphäre: max.: 89%; min.: 38%. Durchschnitt aus 47 Ablesungen: 74%.

Protokollauszug des „Feucht“-Versuches.

1. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).		
12.12.45	alle Eier eingegangen.		

2. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).		
25.10.45	4 St.	*A. empiricorum*:	
			zieml. viel rotes Pigm.
22. 1.46	4 St.	alle rot, ohne schw. Pigm.	
15. 6.46	3 St.	viel rotes, kein schw. Pigm.	

Kommentar: Die drei Nachkommen der orangeroten Elterntiere waren ebenfalls orangerot.

3. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 3 (Wald, schwarz)		
18.10.45	3 St.	*A. empiricorum*:	
			rot, mit etwas schw. Pigm.
28.11.45	3 St.		rot, alle etwas schw. Pigm.
26. 1.46	3 St.		rot, schw. Pigm. über den ganzen Rücken.
15. 6.46	3 St.		viel rotes / zieml. viel schw. } Pigm.

Kommentar: Die drei Nachkommen der schwarzen Elterntiere waren auffallend heller: dunkelbraun bis braun mit viel rotem Pigment.

Protokollauszug des „Trocken”-Versuches.

1. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 1 (Wald, braun).		
8.12.45	1 St.	*A. empiricorum*.	
22.12.45	1 St.		wenig rotes, zieml. viel schw. Pigm.
15. 6.46	1 St.		zieml. viel rotes, gleichmässig überdeckt durch zieml. viel schw. Pigm.

Kommentar: Der einzige Nachkomme war braun wie die Elterntiere.

2. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 2 (Wald, orangerot).	
4.10.45	6 St.	*A. empiricorum:* gelblichbraun.
22.12.45	6 St.	intensiv rot, unterschiedlich schw. pigment.
14. 3.46	6 St.	viel rotes, schw. Pigm. über den ganzen Rücken.
15. 6.46	5 St.	viel rotes, leicht überdeckt durch schw. Pigm.

Kommentar: Die fünf Nachkommen der orangeroten Elterntiere waren rotbraun; alle wiesen somit schwarzes Pigment auf.

3. Glas:

19. 9.45	6 Eier aus Kasten B 3 (Wald, schwarz).
5.12.45	alle Eier eingegangen.

Ergebnis des Feuchtigkeits-Versuches.

Aufzucht in feuchtigkeitsgesättigter Atmosphäre verursachte gegenüber solcher in trockener Atmosphäre bei den Nachkommen von *Arion empiricorum* Aufhellung (geringere Ausbildung des schwarzen Pigmentes):

Schwarze Nachkommen waren wesentlich heller als die Elterntiere, und orangerote Nachkommen wiesen kein schwarzes Pigment auf bei den „Feucht"-Tieren; umgekehrt zeigten die Nachkommen der orangeroten Elterntiere alle schwarzes Pigment im „Trocken"-Versuch.

Die extremsten Individuen schwarzer Abstammung im Feuchtigkeitsversuch zeigten gegen den Schluss des Versuches eine starke Annäherung an die Färbung der Schnecken roter Abstammung im Trockenversuch, welche stärkere schwarze Pigmentierung aufweisen.

Im Anschluss an den Feuchtigkeits-Versuch ist es gegeben, einmal kurz auf die Farbe der Fühler, bzw. auf deren Ausfärbung, hinzuweisen. Im allgemeinen gilt, dass die Fühler der jungen Tiere heller sind als die der ausgewachsenen Tiere, und dass ihre Farbe selbst umso dunkler ist, je mehr dunkles Pigment das Tier auch sonst aufweist. Die jungen roten Nachkommen haben somit die hellsten Fühler, während sie bei ausgewachsenen braunen und

schwarzen Tieren ganz dunkel sind. Die Fühlerfarbe kann nach folgender Farbskala bezeichnet werden:

hellila – dunkellila – sepiafarbig – schwarz.





ABB. 20.

Farbe der Fühler bei der roten und schwarzen Farbvarietät von *Arion empiricorum*. A: helle Fühler (lilafarben) einer orangeroten Schnecke des „Trocken"-Versuches. B: dunkle Fühler (sepiafarben) einer schwarzen Schnecke des „Feucht"-Versuches. — Trotz der den betreffenden Tieren auferlegten Versuchsbedingungen (s. Feuchtigkeits-Versuch, Seite 409 ff.), die bei der hellen Schnecke verdunkelnd („Trocken"-Versuch), beim dunklen Tier aufhellend („Feucht"-Versuch) wirkten, ist noch deutlich ein Unterschied erkennbar zwischen der Körperfarbe der beiden Tiere und somit auch zwischen der damit in Uebereinstimmung sich verändernden Farbe der Fühler.

Abbildung 20 zeigt je ein Beispiel eines Tieres mit hellen, bzw. dunkeln Fühlern, wobei der Unterschied noch sehr deutlich erkennbar ist, trotz der den betreffenden Tieren auferlegten Versuchsbedingungen (siehe oben), die bei der hellen Schnecke verdunkelnd („Trocken"-Versuch), beim dunkeln Tier aufhellend („Feucht"-Versuch) wirkten.

3. Die Prüfung der übrigen in Betracht kommenden Milieufaktoren.

a) Der Einfluss der Nahrung.

In meinen Pisten-Protokollen habe ich bei jedem Fund die unmittelbare Unterlage vermerkt, also den Gegenstand, auf dem sich die Schnecken befanden (s. Seite 373). Da ja das Hervorkriechen der Schnecken in erster Linie dem Nahrungserwerb dient, ist es angebracht, in der Unterlage in den meisten Fällen das natürliche Futter der Schnecken zu erblicken. So gelangte ich zu einem „Speisezettel", der sich mit dem von Künkel (1916) in jeder Beziehung deckt:

„*Arion empiricorum* ist ein Vielfrass. Ausser den genannten Pflanzen (Kopfsalat, saftige gelbe Rüben, Wirsing) verzehrt er Kohl, Obst und Blüten von Löwenzahn, aber auch zertretene Käfer, sowie tote Nackt- und lebende Gehäuseschnecken". *Arion empiricorum* ist ein Vielfrass und es gibt kaum eine organische Substanz, die er nicht frisst, was natürlich nicht ausschliesst, dass er für gewisse Nahrung (junge Kräuter, Obst) eine Vorliebe zeigt. Schon dieser omnivore Nahrungserwerb schliesst einen Einfluss der Nahrung auf die Farbe aus, denn ich habe keinen Unterschied feststellen können in der Nahrungsaufnahme der Farbvarietäten. Die den Standortbeschreibungen (s. Abbildungen 4 bis 13) beigefügten Zusammenstellungen über die Vegetation zeigen ebenfalls grundsätzliche Uebereinstimmung zwischen den Standorten; überall handelt es sich zur Hauptsache um pflanzliche, chlorophyllhaltige Nahrung. Ferner haben alle Schnecken in allen Kasten Kartoffelscheiben und Karotten, die ich gegen Ende des Versuchssommers zur Ergänzung der Nahrung eingelegt hatte, gleich intensiv angefressen. Unter diesen Umständen führte ich lediglich einen kurzfristigen Versuch durch, indem ich gleichfarbenen jungen Schnecken während der gleichen Zeitdauer verschiedenartiges Futter verabreichte:

aus Kasten C 2 (Alp, orangerot):

	14.4.46		26.5.46
4 St. *A.empiricorum*	alle wenig rotes kein schw. Pigm.	Karotten	alle gleiche Farbe.
4 St. „ „		Spinat	
4 St. „ „		Hörnli	

Ergebnis der Untersuchungen über den Einfluss der Nahrung.

Es kann somit gesagt werden, dass bei *Arion empiricorum* die Nahrung keinen Anteil hat an der unterschiedlichen Ausfärbung der Jungtiere. Die drei Farbvarietäten orangerot, braun, schwarz sind nicht durch die Nahrung bedingt.

b) Die Bedeutung der geologischen Unterlage und des Säuregehaltes des Bodens.

In geologischer Hinsicht nimmt das Untersuchungsgebiet insofern eine Sonderstellung ein, als es sich beim Fähnern (meinem Untersuchungsgebiet) um eine Art Flysch-Insel (Eocän der Alpen) handelt mit der Grenze: Eichberg-Eggerstanden-Brülisau-Uebergang Fähnern/Kamor-Kobelwald-Eichberg. Südlich davon mit dem Säntismassiv bis zum Walensee/Sarganserland liegt eine Kreidezone (obere und untere Kreide), während das übrige Appenzell vorwiegend der unteren und subalpinen Zone der Molasse mit polygener Nagelfluh (Tertiär) angehört (Heim und Schmidt, 1912). Diese Sonderstellung des Untersuchungsgebietes hat aber keine Bedeutung bezüglich des Verfärbungsproblems, da einerseits der ganzen Piste, somit allen Standorten die gleiche geologische Unterlage zukommt, anderseits die Farbvarietäten in der Schweiz auf ganz verschiedener geologischer Unterlage in gleicher Ausbildung vorkommen (s. Tabelle 1).

Ebenfalls zu einem negativen Ergebnis führten die Untersuchungen über den Einfluss des Bodens auf die Ausfärbung. Ein solcher Einfluss könnte möglich sein durch unterschiedlichen Säuregehalt des Bodens, wie das in den mehrfach zitierten Arbeiten von Künkel und Marenbach zum Ausdruck kommt. Um die Frage in meinem Untersuchungsgebiet abzuklären, führte ich an den drei Hauptfundstellen der braunen, orangeroten und schwarzen Farbvarietäten pH-Messungen durch. Als Messgerät verwendete ich den Folienkolorimeter mit Indikatorfolien nach Wulff der Eidgenössischen Materialprüfungsanstalt C in St. Gallen (EMPA). Die verwendete Bewertungsskala des Säuregrades ist die der Schweizerischen Landwirtschaftlichen Versuchsanstalten (aus Mar-

BACH: Bodenkunde, 1944). Die Messungen, die ich an Ort und Stelle ausführte, ergaben folgende Werte:

	pH — Wert
1. A (Tal)-Erde (Wiesboden Nähe Kastengruppe A)	5, 4 sauer
2. B (Wald)-Erde (Waldboden Nähe Standort II)	5, 4 sauer
3. C (Alp)-Erde (Alpboden bei Standort IX)	6, 4 schwach sauer

Von gleichen Bodenproben wurde von der EMPA im Laboratorium auf elektrometrischem Wege der pH-Wert ebenfalls bestimmt, wobei sich die gleichen Resultate ergaben.

Wenn auch ein Unterschied besteht zwischen den Werten des Alpbodens einerseits und des Wald- bzw. Wiesenbodens andrerseits, so ist die Differenz doch zu klein, um von Bedeutung zu sein. Ueberall handelt es sich um sauren Boden bei geringem Unterschied. Um diesem Unterschied trotzdem Rechnung zu tragen, führte ich noch einen künstlichen Versuch durch. Gleichfarbene junge Schnecken brachte ich je in ein Glas, dessen Wände ich periodisch mit verdünnter Essigsäure (langsame Rotfärbung von blauem Lackmuspapier), bzw. mit verdünntem Ammoniak (langsame Blaufärbung von rotem Lackmuspapier) bestrich. Leider gingen die Schnecken nach ca. einem Monat ein; während dieser Zeit konnte jedoch keine Spur einer Farbänderung beobachtet werden.

pH-Versuch:

aus Kasten C 2
(Alp, orangerot):

5 St. *A. empiricorum:* zieml. viel rotes Pigm. „ „ schw. „	verdünnte Essigsäure	keine Farbänderung nach einem Monat
5 St. *A. empiricorum:* zieml. viel rotes Pigm. „ „ schw. „	verdünnter Ammoniak	

Ergebnis der Untersuchungen über die Bedeutung der geologischen Unterlage und des Säuregehaltes des Bodens.

Die geologische Unterlage, sowie der Säuregehalt des Bodens sind bei *Arion empiricorum* ohne Einfluss auf die Ausfärbung.

Abschliessend mögen einige spezielle Bemerkungen zu den Aufzuchtversuchen unter künstlichen Bedingungen dazu beitragen, den richtigen Masstab an die Ergebnisse zu legen.

Die Wartung und die Beobachtung der Schnecken brachten zahlreiche Schwierigkeiten mit sich wie das Füttern, das Befeuchten, das Reinigen der Gläser, vor allem auch das Protokollieren der Farbe der Schnecken. Dies alles war besonders bei den Jungtieren eine heikle, zeitraubende und Geduld erheischende Arbeit. Zudem war nicht zu vermeiden, dass dabei Schnecken oft geschädigt wurden und als Folge davon eingingen. Dies mag zum Teil die Erklärung geben für die nur kleinen Serien, in denen diese Versuche zum Abschluss gelangten. Des weitern erachte ich jedoch vor allem die künstlich erzeugten, besondern Lebensbedingungen als nicht förderlich für das Gedeihen der Eier und der Schnecken. Umso bemerkenswerter ist es, wenn dennoch einige der Versuche unter künstlichen Bedingungen zu Resultaten führten, welche das klare Ergebnis meines Hauptversuches bestätigen und ergänzen.

IV. BETRACHTUNGEN ZU DEN ERGEBNISSEN

Zu Beginn des Kapitels C II (s. Seite 379) stand die Frage nach den auslösenden Faktoren für die Ausfärbung der drei Varietäten von *Arion empiricorum*, und in der Folge wurden die drei Möglichkeiten diskutiert: Ist die charakteristische Färbung genotypisch bedingt und das Resultat einer Selektion, oder handelt es sich um umweltbedingte somatische Färbungen, oder muss gar von einer kombinierten Wirkungsweise gesprochen werden, indem die Umwelt Einfluss hat auf die definitive Ausfärbung im genotypisch bedingten Variationsbereiche einer Farbvarietät, eventuell sogar wieder mit selektiver Bedeutung. Die vergleichende Betrachtung aller Ergebnisse meiner Versuche zeigt, dass bei der Ausfärbung der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* nur die letzte der drei Möglichkeiten in Frage kommt.

Arion empiricorum weist in der Nachkommenschaft eine natürlich bedingte allgemeine Variabilität der Färbung auf. Wie gross der Anteil der Erbfaktoren ist, welche an dem Zustandekommen

der Pigmentierung beteiligt sind, und wie gross der Anteil der sie modifizierenden innern und äussern Faktoren, kann auf Grund meiner Resultate nicht entschieden werden; denn meine Zuchten erstreckten sich nur auf eine Generation. Hier könnten nur spezielle Vererbungsexperimente, die eventuell auch das Vorkommen von Mutationen bestätigen würden, Klarheit schaffen. Doch sind, wegen der früher erwähnten anspruchsvollen und heiklen Zuchtbedingungen, solche Versuche an Schnecken ganz allgemein sehr schwierig durchzuführen.

Was hingegen durch meine Versuche klar geworden sein dürfte, ist folgendes:

Der rote Farbstoff, der in gelbroten Farbdrüsen in der Cutis gebildet wird — während das Melanin in gleichmässig über die Körperoberfläche verteilten Chromatophoren vorkommt (vergl. Seite 352 und Abbildung 1) — ist stets vorhanden und bildet sich parallel mit dem Wachstum der Jungtiere weiter aus, sodass die Schnecken, sofern sie kein Melanin besitzen, mit zunehmendem Alter stark rot werden. Dies trifft zu für diejenigen Nachkommen der roten Elterntiere, die frisch geschlüpft kein schwarzes Pigment aufweisen, also genotypisch ohne Melaninbildungsvermögen sind, und die somit in der Folge die Farbe der Eltern annehmen. Denn nachträglich, also nach dem Schlüpfen, wird — nach meinen Beobachtungen — nie schwarzes Pigment angelegt. In allen übrigen Fällen aber wird die Farbe durch das Mass der Ueberdeckung des roten Farbstoffes durch den genotypisch schon von Anfang an — auch wenn nur in Spuren — vorhandenen, schwarzen Farbstoff bestimmt.

Diese Entwicklung des schwarzen Pigmentes ist es nun, welche weitgehend durch die Umweltfaktoren beeinflusst wird. Je nach den Faktoren des Milieus werden die Tiere dunkler oder heller (bzw. röter), sodass es sich bei der Entwicklung der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* tatsächlich um Standortvarietäten handelt. Dabei ist parallel mit der Ausfärbung der Jungtiere eine Selektion wirksam, die diejenigen Tiere ausmerzt, die einer Beeinflussung durch die Umweltfaktoren nicht — oder nicht in genügendem Masse — zugänglich sind. Die Umweltfaktoren wirken also zweifach auf die Jungtiere ein: sie fördern die dem Standort spezifische Ausfärbung und schalten gleichzeitig aus, was sich dieser spezifischen Ausfärbung nicht angleichen kann.

Damit komme ich schlussendlich zum Resultat, dass nach meinen Untersuchungen folgende Faktoren der Umwelt bei *Arion empiricorum* auf die Ausfärbung einen bestimmenden Einfluss ausüben:

1. Luftdruck (bzw. Sauerstoff-Angebot);
2. Feuchtigkeit;
3. Temperatur.

Die Reihenfolge entspricht der Bedeutung der Faktoren; es fördern niedriger Luftdruck und geringe Feuchtigkeit (Trockenheit), ebenso eine tiefe Temperatur, die Entwicklung des Melanins, umgekehrt scheinen normaler Luftdruck, hohe Feuchtigkeit und gleichmässige Wärme seine Ausbildung zu hemmen. In diesem letzteren Falle gelangt dann allein das vorhandene rote Pigment phaenotypisch in Erscheinung, d.h. es treten nur rote Farbvarietäten auf.

Dieses Resultat stimmt auch überein mit meinen Beobachtungen und den Ergebnissen meiner Aufzuchtversuche im Freien, wo die eben genannten Klimafaktoren, die namentlich zwischen dem Waldbiotop und dem Biotop des offenen Wiesengeländes im Tal und in höheren Alpweiden oft erhebliche Unterschiede aufweisen, verantwortlich zu machen sind für das Vorwiegen der orangeroten Farbvarietät im Waldbiotop und der braunen, bzw. schwarzen Varietät im offenen Wiesengelände, bzw. auf der Alpweide. Eine Frage für sich, die besonderen Untersuchungen vorbehalten bleiben muss, ist jene nach dem selektiven Wert der dunkleren, melaninreicheren Farbvarietäten in höheren, kälteren und trockneren (oder klimatisch extremen) Standorten. Es drängt sich hier immer mehr die Ueberzeugung auf, dass dem schwarzen Melanin physiologisch eine besondere Rolle im Haushalt namentlich der poikilothermen Tiere zukommt (vergl. Seite 361). Zu denken ist in erster Linie an eine thermische Funktion bei der Wärmeaufnahme aus der Umgebung, bzw. -abgabe an die Umgebung, ferner an eine respiratorische bei der Aufnahme des Luftsauerstoffes. Der geringste Vorteil in dieser Beziehung, welchen eine Vermehrung des schwarzen Pigmentes mit sich brächte, gäbe uns einen Anhaltspunkt für die Annahme einer tatsächlichen selektiven Wirkung der genannten und in den vorliegenden Versuchen als wirksam erkannten Faktoren.

D. ZUSAMMENFASSUNG - HAUPTRESULTAT

Im ersten Teil, in der Einleitung, ist dargestellt, auf welche Weise ich zum Problem der Ausfärbung von *Arion empiricorum* gelangt bin, und welche Umstände die Art des Vorgehens bei meinen Untersuchungen beeinflusst haben, bzw. auf welchem Wege ich eine Antwort auf die Frage nach der Ursache des Vorkommens der Farbvarietäten von *Arion empiricorum* zu erhalten hoffte.

Der darauffolgende Teil handelt von den Voraussetzungen, die durch die Natur und durch die Literatur für meine Arbeit gegeben waren. Vor allem will er auch aufzeigen, wie sich die genannte Frage geradezu aufdrängt bei der Beobachtung der Farbvarietäten an verschiedenen Orten der Schweiz (s. Tabelle 1) und wie das Problem an Interesse gewinnt bei der Betrachtung der Widersprüche in der Literatur bezüglich desselben (s. Abschnitt B 4), sowie bei seiner Einreihung in den übergeordneten Fragenkomplex des Verfärbungsproblems im Tierreich allgemein, bzw. des Verhältnisses von Vererbung zu Umweltwirkung (s. Abschnitt B 5).

Die nachfolgende Uebersicht gibt ein Bild des dritten Teils, d.h. der einzelnen Untersuchungsetappen mit ihren Resultaten, und ist somit eine Zusammenfassung der Ergebnisse meiner Arbeit.

Die Bestandesaufnahme auf der „Piste".

Die genaue Analyse des natürlichen Vorkommens von *Arion empiricorum* auf einer festgelegten Vertikalstufe („Piste"), die von der Talebene (Rheintal, 470 m) über eine mittlere Waldregion (500—920 m) bis in das Gebiet der freien Alpweiden (1040—1450 m) sich erstreckte, ergab folgenden Befund:

Es kommen vor (vergl. Tabelle 2 und Abbildungen 14 und 15):

1. Die roten (orangeroten, rotbraunen) Schnecken nur in der mittleren Waldregion.
2. Die braunen (schokoladebraunen, dunkelbraunen) Schnecken durchgehend von der offenen Talebene bis auf die freie Alp.

3. Die schwarzen (braunschwarzen, schwarzen) Schnecken nur in den höheren Alpgebieten.

Es ergibt sich somit:

1. Eine einwandfreie Verdunkelung mit zunehmender Höhenlage des Fundortes.
2. Eine bestimmte Abhängigkeit der Färbung von den Lebensbedingungen, die durch die Bodenbedeckung gegeben sind: helle Farbe in den mittleren Waldregionen (orangerot, rotbraun, braun),
   dunkle Farbe im offenen Gelände (braun in der Talebene, braunschwarz und schwarz auf freien Alpweiden).

Die Aufzucht von «Arion empiricorum» im Verpflanzungsversuch.

Die Analyse der Pistenbefunde liess bereits vermuten, dass sowohl genotypische Faktoren, als auch Milieufaktoren an der Ausbildung der Farbvarianten beteiligt sind. Eine zweite Untersuchungsetappe sollte Antwort auf diese Frage geben, also den Anteil eines Umwelteinflusses gegenüber einem genotypisch bedingten abgrenzen. In Analogie zu den Verpflanzungsversuchen mit alpinen Pflanzen wurden Verpflanzungsversuche mit den drei Farbvarietäten schwarz, braun, orangerot durchgeführt mit folgendem Resultat:

1. *Arion empiricorum* weist eine deutlich erkennbare, wenn auch nicht durchgehende, allgemeine Variabilität der Färbung auf (s. Seite 392).
2. Die Ausfärbung der Nachkommen von einheitlich gefärbten Elterntieren wird bei *Arion empiricorum* feststellbar beeinflusst durch den Standort der Aufzucht-Kasten im Sinne einer Angleichung an die dem betreffenden Biotop (ausserhalb der Aufzuchtkasten) entsprechende Farbe der Schnecke (s. Seite 392).
3. Aus dem Fehlen oder Zugrundegehen der dem betreffenden Standort nicht adäquaten Färbungstype darf auf die Wirksamkeit einer Selektion geschlossen werden (s. Seite 394).

Die Aufzucht unter künstlichen Bedingungen.

Als Ergänzung zu den Freilandversuchen (Verpflanzungsversuchen) sind einige Zuchtversuche unter künstlichen Bedingungen durchgeführt worden, welche vor allem näheren Aufschluss geben sollten über die einzelnen Faktoren, die den Gang der Verfärbung möglicherweise beeinflussen. Diese Versuche lieferten folgende Resultate:

1. Wärme (20—25°), gleichmässig mittlere Temperatur (12—16° C) und extreme Temperaturverhältnisse (16—18° C Unterschied) haben auf die Ausfärbung der Nachkommen von *Arion empiricorum* keinen Einfluss (s. Seite 404). Kälte fördert — wenn genotypisch vorhanden — die Ausbildung von schwarzem Pigment.
2. Luftdruckverminderung wirkt auf die Nachkommen von *Arion empiricorum* verdunkelnd (Vermehrung des schwarzen Pigmentes) (s. Seite 408). Die schwarze Farbvarietät ist von allen Varietäten die am besten an einen geringeren Luftdruck (geringeres Sauerstoff-Angebot) angepasste Form. Die rote und die braune Varietät entwickeln sich bei einem Barometerstand von 592 mm Hg, was einer Meereshöhe von 2200 m entspricht, zu Kümmerformen und gehen mit der Zeit ein.
3. Feuchte Atmosphäre verursacht gegenüber trockener bei den Nachkommen von *Arion empiricorum* Aufhellung im Farbton (Verminderung des schwarzen Pigmentes), trockene Atmosphäre gegenüber feuchter Verdunkelung (Vermehrung des schwarzen Pigmentes) (s. Seite 411).
4. Das rote Pigment bleibt offensichtlich von den erwähnten Milieufaktoren unbeeinflusst.

ie Prüfung der übrigen in Betracht kommenden Milieufaktoren.

Um alle in Frage kommenden Faktoren der Umwelt in ihrem öglichen Einflusse auf die Ausfärbung der Farbvarietäten von *rion empiricorum* geprüft zu haben, wurden Untersuchungen

gemacht in Bezug auf die Nahrung, sowie auf die geologische Unterlage der Standorte und den Säuregehalt des Bodens.

Dabei ergab sich:

1. Die Farbvarietäten bei *Arion empiricorum* werden durch verschiedene Nahrung nicht beeinflusst (s. Seite 414).
2. Die geologische Unterlage, sowie der Säuregehalt des Bodens sind bei *Arion empiricorum* ohne Einfluss auf die Ausfärbung (s. Seite 416).

HAUPTRESULTAT

Auf Grund meiner Versuche konnte festgestellt werden, dass die verschiedenartige Ausfärbung von *Arion empiricorum* zurückzuführen ist auf zwei Komponenten, den roten Farbstoff und das Melanin. Beide sind offensichtlich genotypisch bedingt. Auf den roten Farbstoff üben die Umweltfaktoren keinen Einfluss aus; dagegen ist das Mass der Ausbildung des Melanins weitgehend von solchen abhängig, insbesondere von den Faktoren Luftdruck (Sauerstoff-Angebot), Feuchtigkeit und Temperatur.

Geringer Luftdruck, geringe Feuchtigkeit, geringe Temperatu bewirken eine stärkere Ausbildung des schwarzen Pigments, umgekehrt hoher Luftdruck, hohe Luftfeuchtigkeit, hohe Temperatu eine Hemmung desselben.

Diese gegensätzlichen Klimafaktoren sind charakteristisch fü die beiden Extreme der natürlichen Biotope von *Arion empiricorum* dem Waldbiotop und dem Biotop des offenen Geländes, Wies und Alpweide. Damit findet das Vorkommen der roten Varietä im Waldbiotop und jenes der dunklen (braunen, bzw. schwarzen Varietät im offenen (Wiesen-, bzw. Alp-) Biotop seine natürlich Erklärung. Es handelt sich also bei den Farbvarietäten von *Ario empiricorum* um typische Standortvarietäten.

LITERATURVERZEICHNIS

1856/57. Amstein, G. *Verzeichnis der Land- und Wassermollusken Graubündens.* Jahresbericht der naturf. Gesell. Graubündens, Jahrg. 3.

1938. Bauer, V. *Das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeeres.* Zool. Jb. System. 56, 1-42.

1885. Blum, J. *Schnecken von Wildhaus.* Nachrichtenblatt der Deutsch. Malakozool. Gesell. 17. Jahrg. Nr. 11 u. 12.

1940. Cott, Hugh B. *Adaptive Coloration in Animals.* London.

1929. Erhard, H. *Farbwechsel und Pigmentierung und ihre Bedeutung.* Handbuch der normalen und patholog. Physiologie, Bd. XIII.

1920. Frisch v., K. *Ueber den Einfluss der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders.* Biolog. Zentralblatt XL. S. 413.

939. Frömming, E. *Kurze Beiträge zur Lebensweise einer Waldnacktschnecke (Arion subfuscus).* Arch. f. Molluskenkunde 71.

927. Geyer, D. *Unsere Land- und Süsswassermollusken.* 3. Aufl. Stuttgart.

928. Giersberg, H. *Ueber den morphologischen und physiologischen Farbwechsel der Stabheuschrecken Dixippus (Carausius) morosus.* Vergl. Physiologie 7.

833. Gloger, C. L. *Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas.* Breslau.

925. Handschin, E. *Ziele und Probleme der zoologischen Erforschung der Hochalpen.* Revue Suisse de Zoologie 32.

912. Heim, A. und Schmidt, C. *Geologische Karte der Schweiz.* 1: 500.000, II. Auflage, Schweiz. geolog. Kommission.

930. Hertwig, G. *Regulation von Wachstum, Entwicklung und Regeneration durch Umweltfaktoren.* Handbuch der normalen und patholog. Physiologie, Bd. XVI.

914. Hesse-Doflein. *Tierbau und Tierleben,* II. Bd. S. 62 ff.

909. Heyder, P. *Zur Entwicklung der Lungenhöhle bei Arion.* Z. f. wiss. Zool. 98.

905. Heynemann, D. Fr. *Die geographische Verbreitung der Nacktschnecken.* Abhandlung der Senkenbergischen Naturf. Gesell. Bd. 30, Heft 1.

911. Kammerer, P. *Direkt induzierte Farbanpassung und deren Vererbung.* Z. Ind. Abst. Vererbungslehre IV.

903. Künkel, K. *Zur Locomotion unserer Nacktschnecken.* Zool. Anz. 26.

908. —— *Vermehrung und Lebensdauer der Nacktschnecken.* Z. f. wiss. Zool. 59.

1911. Künkel, K. *Ein bisher unbekannter, grundlegender Faktor für die Auffindung eines Vererbungsgesetzes bei den Nacktschnecken.* Verhandl. Deutsch. Naturf. u. Aerzte, Abt. Zool. u. Entomologie. 83. Vers.
1916. —— *Zur Biologie der Lungenschnecken.* Heidelberg.
1928. Leydig, F. In Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Bd. Molluska.
1928. Lühring, R. *Das Haarkleid von Sciurus vulgaris L. und die Verteilung seiner Farbvarietäten in Deutschland.* Zeitschrift f. Morph. Bd. 11.
1925. Lüthi, G. und Egloff, C. *Illustrierter Führer durch das Säntisgebiet.*
1944. Marbach, W. *Bodenkunde,* 2. Auflage.
1939/40. Marenbach, Luise. *Ueber den Farbwechsel von Arion empiricorum.* Z. f. wiss. Zool. 152.
1890. Martens v., Ed. *Die lebenden Mollusken in den Kantonen Appenzell und St. Gallen.* Jahresbericht der St. Gall, naturf Gesell.
1930. Mermod, G. *Catalogue des Invertébrés de la Suisse,* fasc. 18 Gastéropodes. Genève.
1927. Neunzig, R. *Beiträge zur Kenntnis der Ploceiden. Phaenotypisch Farbaberration.* Zool. Anz. 70.
1926. Oswald, W. *Farbnormenatlas. Die Farbfibel.* Verlag Unesm G.m.b.H.
1940. Paravicini, E. *Die Molluskenfauna des Krinauertales im Toggenburg.* Arch. f. Molluskenkunde 72.
1927. Pfeffer, J. *Die albinotische Form des Planorbis corneus.* Arch. Molluskenkunde 59.
1928. Piaget, J. In Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreich III. Bd. Mollusken.
1920. Przibram und Brecher. *Ursachen tierischer Farbkleidun* Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 50.
1928. Rensch, B. *Inselmelanismus bei Mollusken.* Zool. Anz. 78.
1936. — *Studien über klimatische Parallelität der Merkmalsausprägu bei Vôgeln und Sâugern.* Arch. Naturg. N. F. Bd. 5.
1938. —— *Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homôothermen Tieren zu Recht.* Arc Naturg. N. F. Bd. 7.
1927. Rosenwald, K. *Beeinflussung des Geschlechtswechsels von Lim laevis.* Z. ind. Abst. Ver. Lehre, XXXXIII.
1940. Schilder, F. A. *Die Bestimmung der relativen Häufigkeit ein Art.* Arch. f. Molluskenkunde 72.
1910/15. Schleip, W. *Untersuchungen mit Dixippus morosus.* Zo Jb. Abt. f. Phys. 30/35.
1921. Schmitt-Auracher, A. *Untersuchungen an Carausus moros und Bacillus Rossi.* Zool. Anz. 53.

1873. SEIBERT, H. *Zur Kenntnis unserer Nacktschnecken.* Nachrichtenblatt der Deutsch. Malakozool. Gesell. Jahrg. 5.

1885. SIMROTH, H. *Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten.* Z. f. wiss. Zool. 42.

1923. —— *Abriss der Biologie der Tiere,* I und II. Sammlung Göschen.

1908-28. —— In Bronn: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Bd. Molluska, S. 1092 ff.

1930. SZABÓ, J. u. M. *Todesursachen und pathologische Erscheinung bei Pulmonaten.* Arch. f. Molluskenkunde, Jahrg. 62.

1892. ULRICH, A. *Beiträge zur Molluskenfauna der Kte. Appenzell und St. Gallen.* Jahresbericht der St. Gall. Naturwiss. Gesell.

1896. —— *Die lebenden Mollusken des Kantons Thurgau.* Thurg. Naturf. Gesell. Heft. XII.

1920. WEBER, A. *Einfluss der Nahrung auf die Farbe einiger Wasserschnecken.* Zool. Jb. 42.

1923. WEBER, R. *Die Chromatophoren von Limax Agrestis L. Eine morphologisch-physiologische Untersuchung.* Zool. Jahrbücher, Abt. f. Allgem. Zool. Bd. 40.

1875. WEISMANN, A. *Ueber den Saisondimorphismus der Schmetterlinge.* Studien zur Deszendententheorie I.

1923. WITSCHI, E. *Ueber geographische Variationen und Artbildung.* Revue Suisse de Zoologie 30.

Tome 55, nº 26. — Septembre 1948.

(Inspectorat cantonal de la pêche, Neuchâtel.)

Etude du développement des nauplii de *Diaptomus gracilis*, O. Sars, et *Diaptomus laciniatus*, Lilljeborg

par

Marguerite WUTHRICH

Assistante à l'Inspectorat cantonal de la pêche, à Neuchâtel.

Avec 15 figures dans le texte

Nous trouvons dans le plankton du lac de Neuchâtel deux espèces pélagiques de *Diaptomus*, soit *D. gracilis* O. Sars, et *D. laciniatus* Lilljeborg. M. A.-A. Quartier, inspecteur cantonal de la pêche, à Neuchâtel, a pensé qu'il serait intéressant de consacrer une étude au développement de leurs nauplii et il a bien voulu me confier cette tâche: je me suis donc attachée à mettre en évidence le caractère de chaque stade des deux espèces en dessinant à la même échelle les formes successives.

Pour établir les différences spécifiques, j'ai procédé à de nombreux élevages en partant de femelles œuvées: une femelle était pêchée à la pipette, portée sur un porte-objet et examinée au microscope, plus pour s'assurer qu'il ne se trouvait point dans la goutte d'eau d'œufs détachés ou de nauplius que pour reconnaître l'espèce: avec un peu d'habitude on arrive facilement à distinguer les mâles des femelles, les femelles *D. gracilis* des *D. laciniatus*. Les premières sont en effet plus fines, plus minces, plus colorées que les secondes qui sont plus opaques et d'apparence laiteuse. Les femelles choisies étaient ensuite placées dans un flacon de 13 cm. de hauteur et de 3,5 cm. de diamètre, contenant simplement

de l'eau de robinet. Les nauplii éclos dans les différents flacons m'ont permis d'établir ainsi les différences spécifiques. Ces différences reconnues, c'est avec le produit des pèches effectuées au large du lac de Neuchâtel que nous avons exécuté notre travail. Ces pèches sont faites à l'aide d'un filet à plankton à fermeture, modèle Fuhrmann, soie n° 25, de la surface à 25 mètres. Les carcasses vides trouvées nous ont aidée à vérifier certains détails, cependant les dessins ont été faits avec des animaux conservés au formol et dont les appendices étaient patiemment disséqués. Au reste on retrouve rarement les carcasses des stades I et II, qui sont délicates et se corrompent facilement.

Le stade I a pu être dessiné à son éclosion: lors d'un essai d'élevage de palées fait à l'Inspectorat cantonal de la pêche, j'ai constaté que les alevins étaient bourrés d'œufs de Copépodes, j'en ai compté plus de 20 alignés comme des billes dans l'intestin des poissons. Or, en examinant soit le contenu de l'intestin, soit les boudins excrémentiels, je me suis aperçue que ces œufs ne subissaient aucun dommage mais au contraire conservaient toute leur vitalité, en un mot, n'étaient pas digérés et j'ai maintes fois assisté à l'éclosion de ceux-ci. Des boudins excrémentiels, après examen minutieux, furent placés dans des flacons d'eau, il s'ensuivit une éclosion importante de nauplii. Il s'est révélé à l'observation que ce n'est pas par choix que les alevins se gavent d'œufs, mais inhabiles à saisir les crustacés, ils n'arrivent souvent qu'à happer leurs œufs tandis que le copépode s'échappe.

Développement des nauplii.

Ayant placé des *Diaptomus* en état de copulation dans un bocal, j'ai pu voir que les œufs apparaissent 6 jours après l'accouplement et que les premiers nauplii naissaient le 8e jour après la copulation; le 9e jour je trouvais des nauplii à leur deuxième stade, le 12e jour des stades III, le 14e des stades IV, puis le rythme ralentit et ce n'est qu'au 25e jour que le stade V apparaissait. Les cultures n'ont jamais permis que le stade VI s'accomplisse, mais par le moyen de la statistique des pèches il semble que dans le lac le sixième stade apparaît environ 30 jours après le premier.

Les femelles *D. gracilis* portent de 4 à 6 œufs dont le diamètre varie dans les limites de 128 à 144 μ, tandis que *D. laciniatus* porte 6 à 10 œufs d'un diamètre variant de 144 à 176 μ.

A l'éclosion les addendes sont agglutinés mais la mucosité se dissout rapidement et les soies s'étalent.

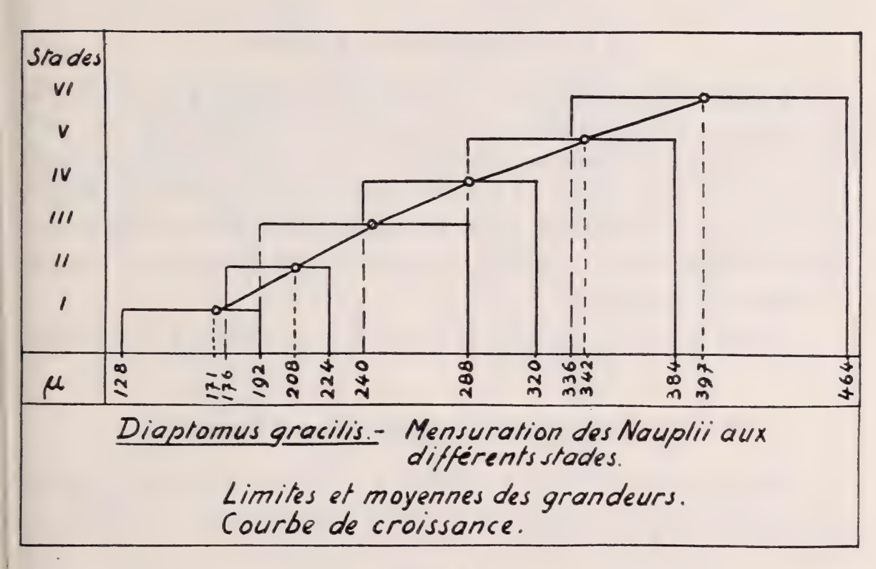


Fig. 1.

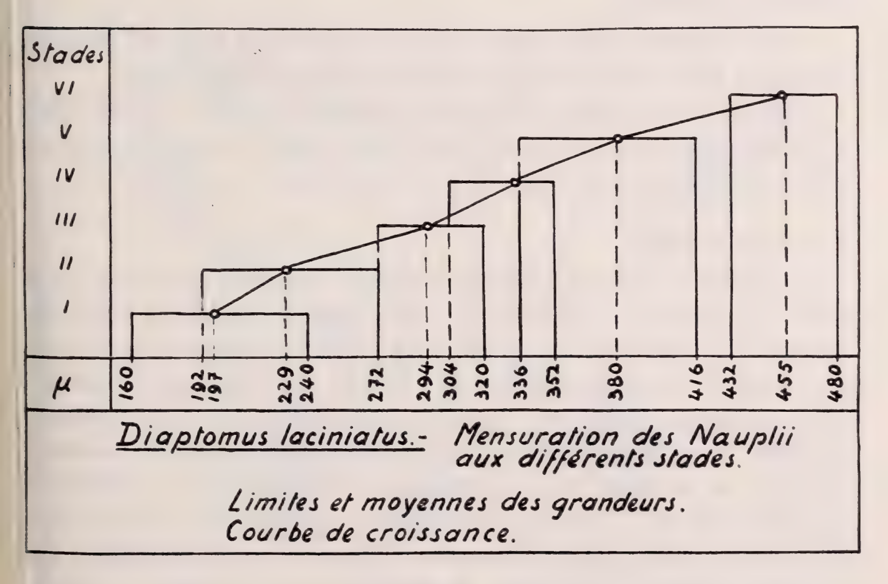


Fig. 2.

La différence spécifique des nauplii est marquée:

1) par la taille des nauplii,
2) par les soies de la première antenne.

I. Longueur des nauplii.

La taille des nauplii varie au cours de l'année. J'ai procédé à la mensuration de 950 individus et pu constater que c'est en août qu'on trouve les longueurs minima. Les mesures ont été prises du sommet à la furca, soies de celle-ci non comprises. Les graphiques (Fig. 1 et 2) montrent les limites des variations observées pour chacune des deux espèces. En reliant les points des moyennes, j'obtiens la courbe de croissance.

On voit que *D. laciniatus* a une taille supérieure à *D. gracilis.*

II. Soies de la première antenne.

C'est en examinant les segments 2 et 3 de la première antenne qu'on verra le plus clairement la différence spécifique, toutefois au stade I, cette différence est très peu marquée.

Deuxième segment.

Soie inférieure: plus courte que la supérieure chez *D. gracilis*, beaucoup plus longue que la supérieure chez *D. laciniatus.*

Soie médiane: plus courte que la supérieure, plus ou moins égale à l'inférieure chez *D. gracilis*; plus longue que la supérieure, à peine plus courte que l'inférieure chez *D. laciniatus.*

Troisième segment.

Au stade II, les cils bordant le dernier segment sont plus longs chez *D. gracilis* (15 μ); chez *D. laciniatus* les internes sont très courts (3 μ), les externes plus longs (9 μ); le nombre de ces cils est variable, on constate même des différences sur le même individu entre l'antenne gauche et l'antenne droite; j'ai relevé les nombres suivants, le premier chiffre indique le nombre de cils latéraux internes, le second chiffre indique le nombre de cils latéraux externes: 5/7, 5/8, 5/9, 5/11, 6/7, 6/8, 6/9, 6/10, 6/12, 7/8, 7/9, 7/10, 7/12, 8/10, 10/12. La combinaison 7/10 est la plus fréquente. Ces cils sont difficiles à compter: ils se plient sur le segment, s'appli-

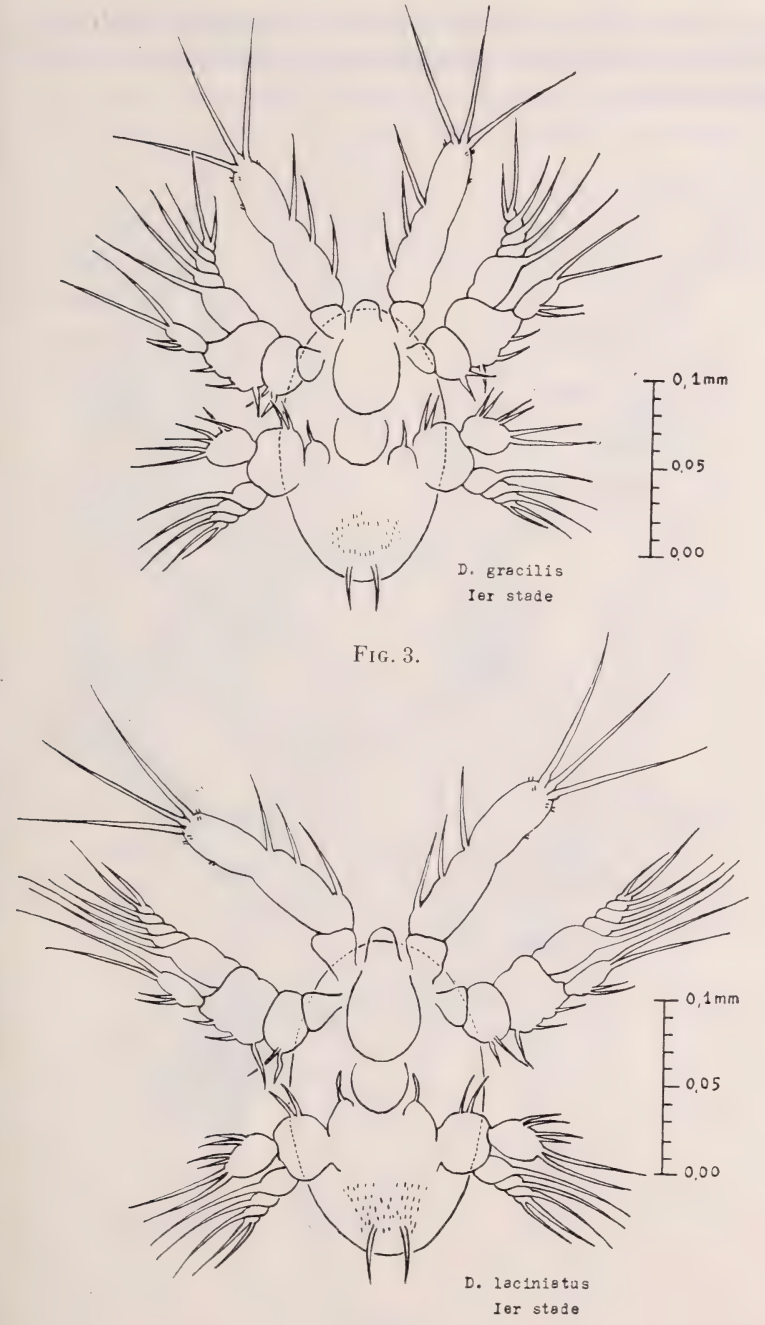

0,1mm
0,05
0,00
D. gracilis
Ier stade
0,1mm
0,05
0,00
D. laciniatus
Ier stade

Fig. 3.

Fig. 4.

quent contre lui ou tombent lors de la manipulation mais leur emplacement est marqué par une cicatrice apparaissant comme un point brillant.

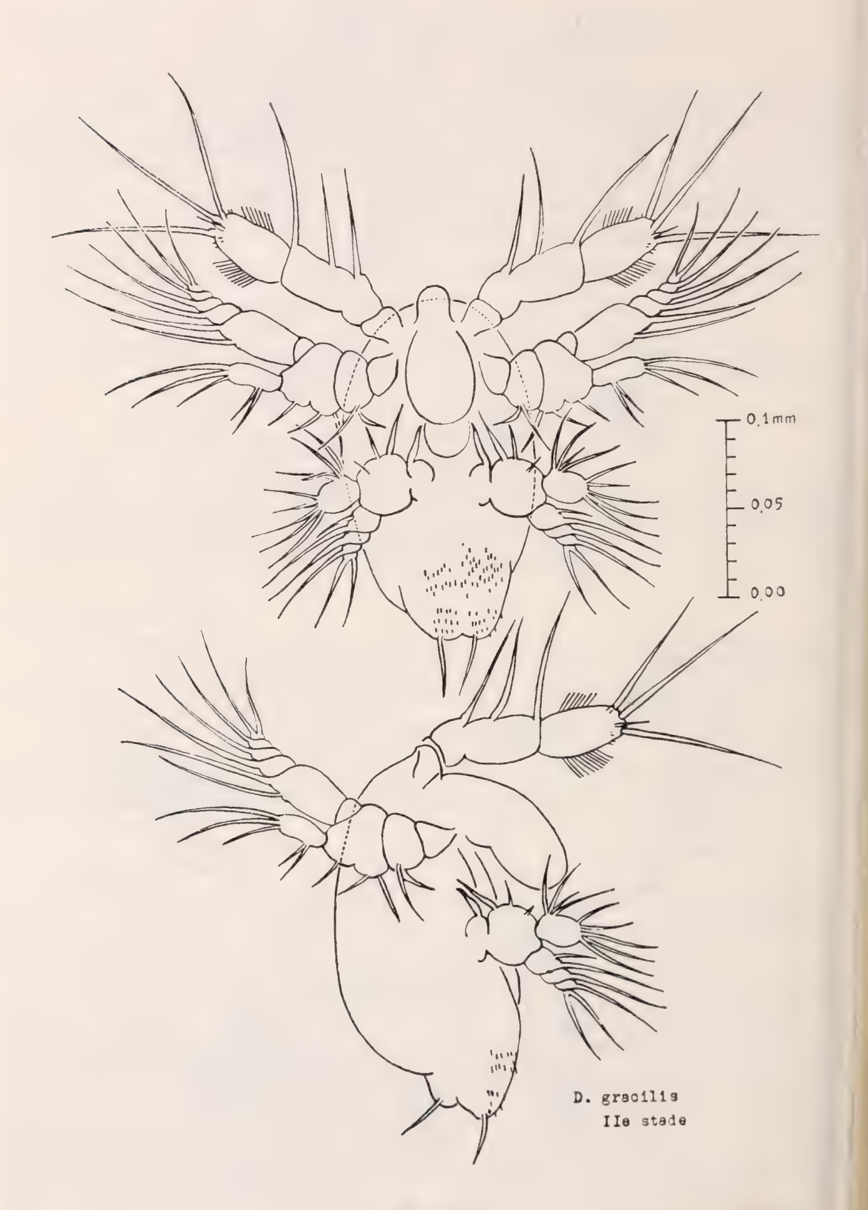


Fig. 5.

Aux stades suivants, toutes les soies internes du troisième segment sont courtes, minces et fragiles chez *D. laciniatus*, tandis que chez *D. gracilis* elles égalent presque en longueur les soies externes.

Les dessins, exécutés à la même échelle, mettent en évidence ces différences spécifiques. (Fig. 3-14).

Les deux espèces se développent de la même façon et possèdent à chaque stade correspondant le même nombre de soies. Celles de *D. laciniatus*, à part les soies internes du dernier segment A1, sont plus longues que chez *D. gracilis*.

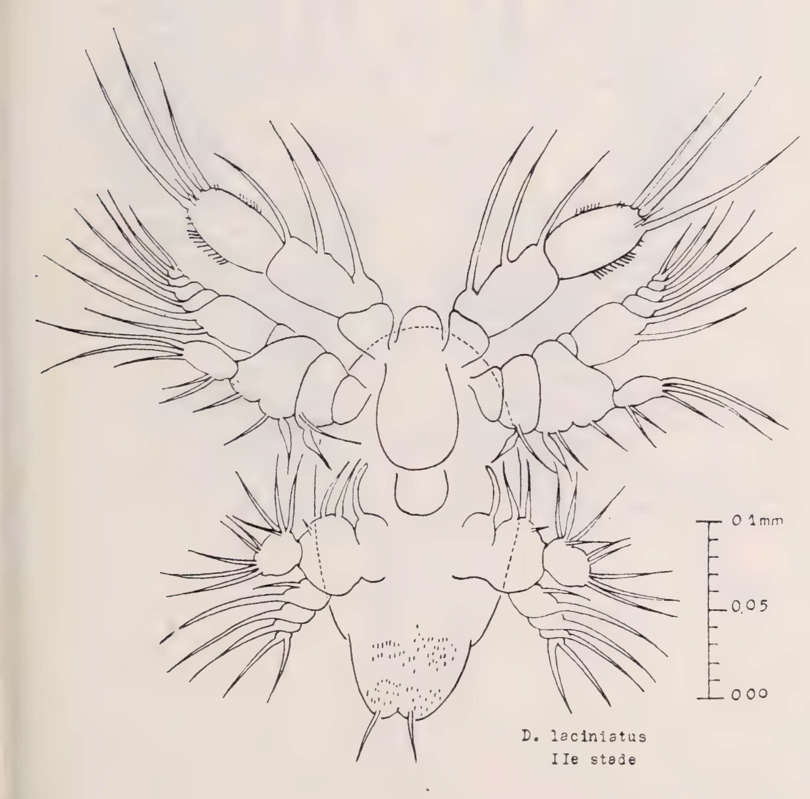


FIG. 6.

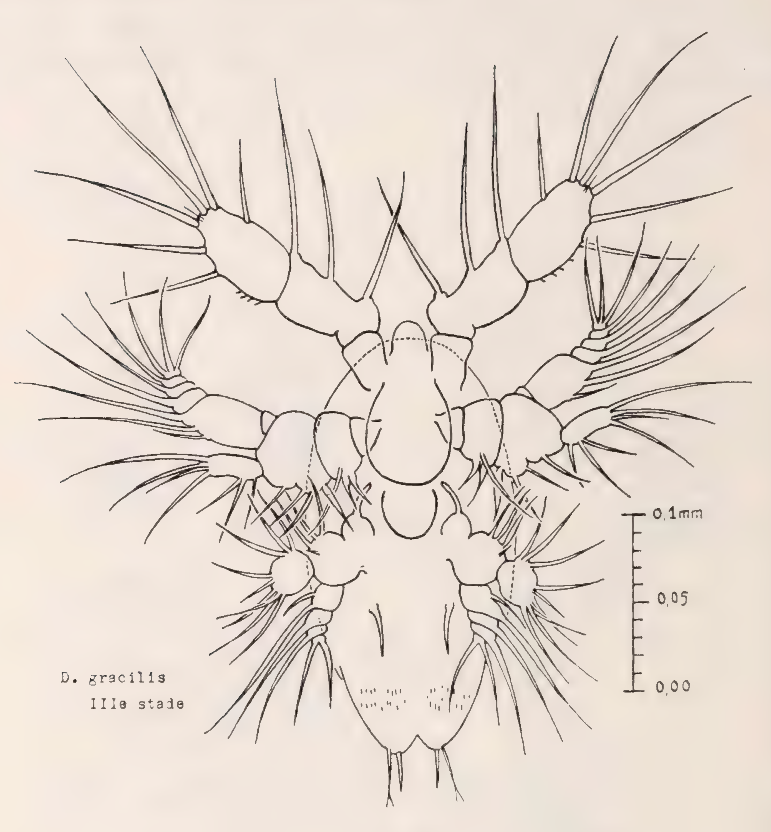


Fig. 7.

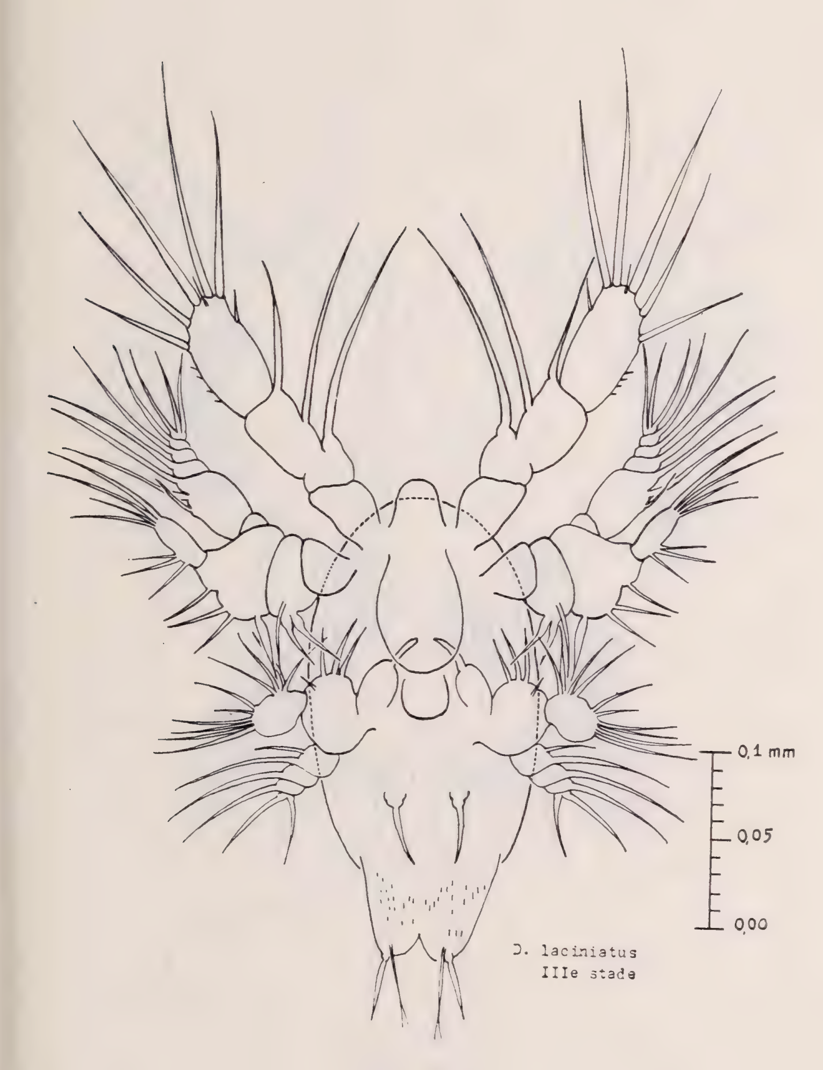


Fig. 8.

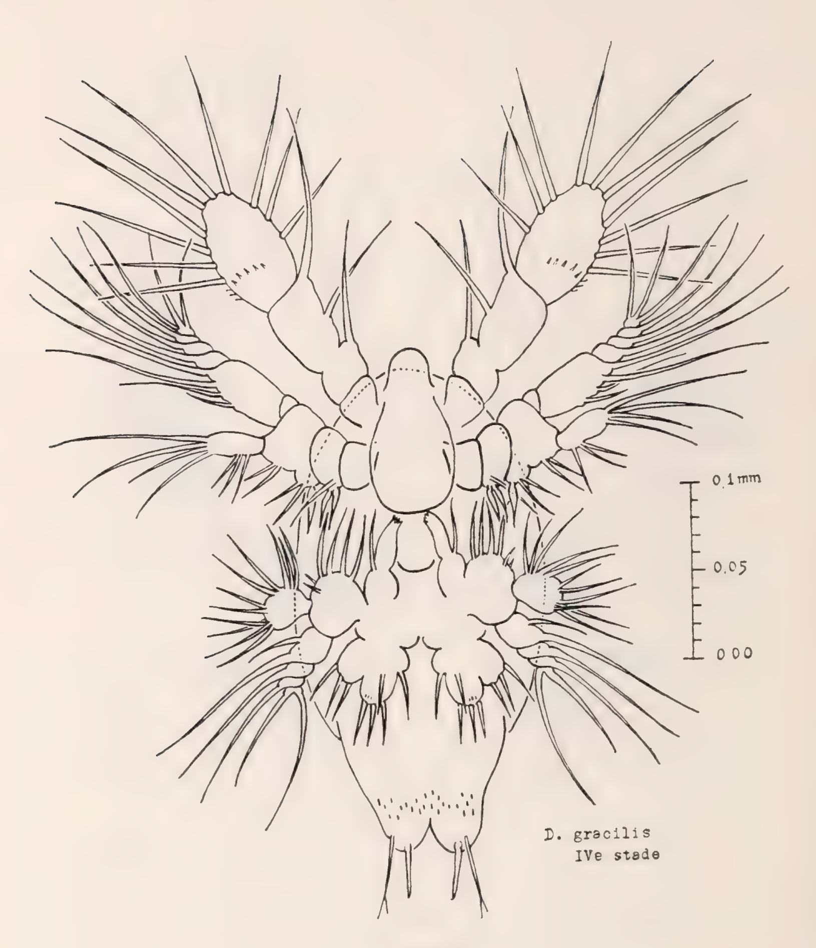


Fig. 9.



FIG. 10.

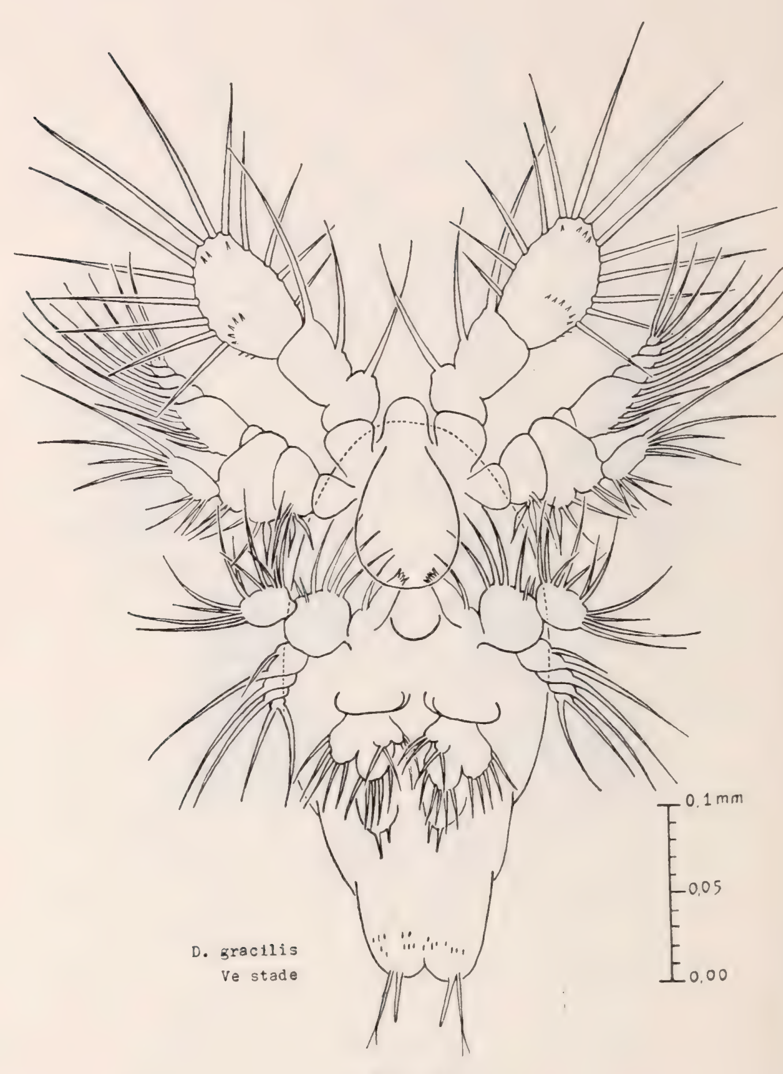


Fig. 11.

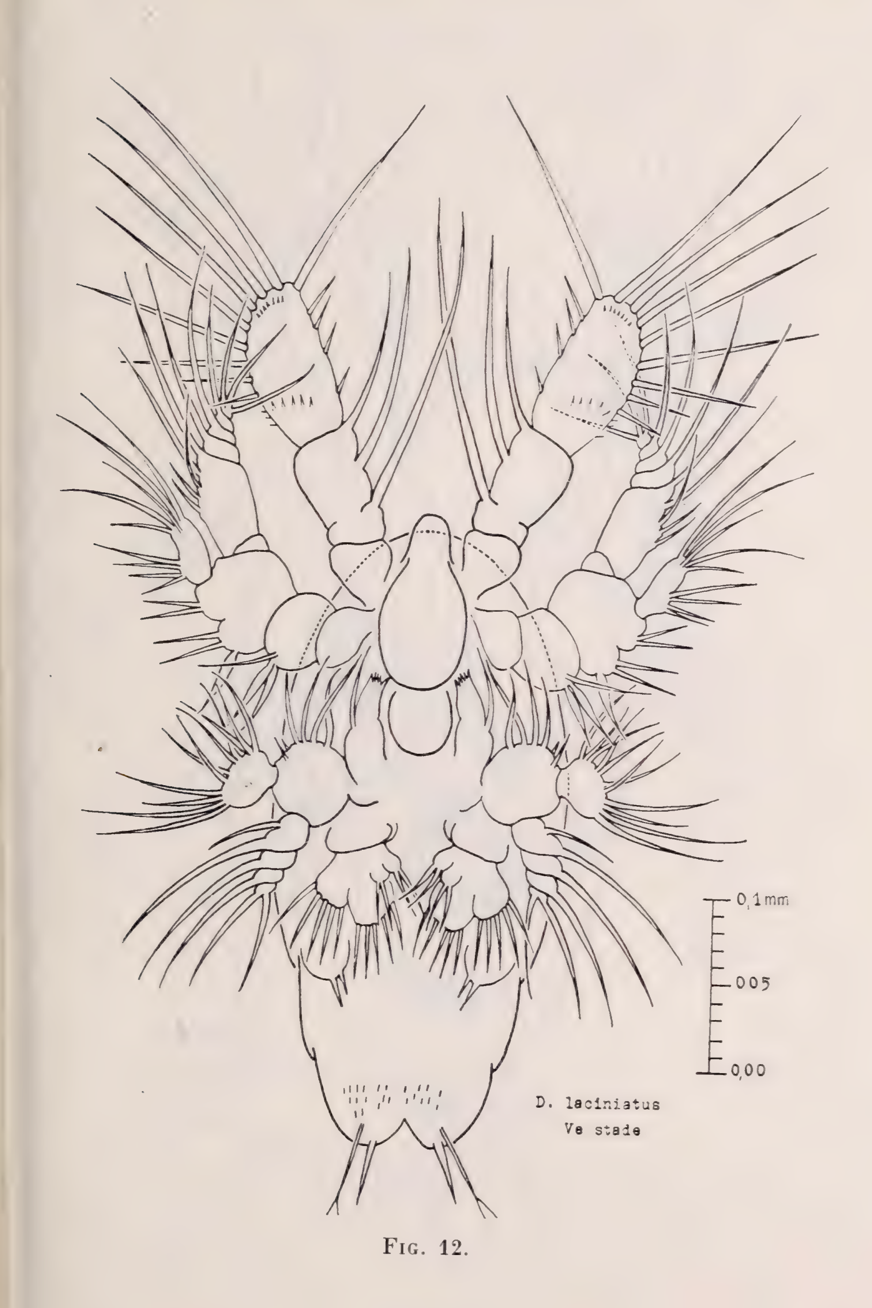


Fig. 12.

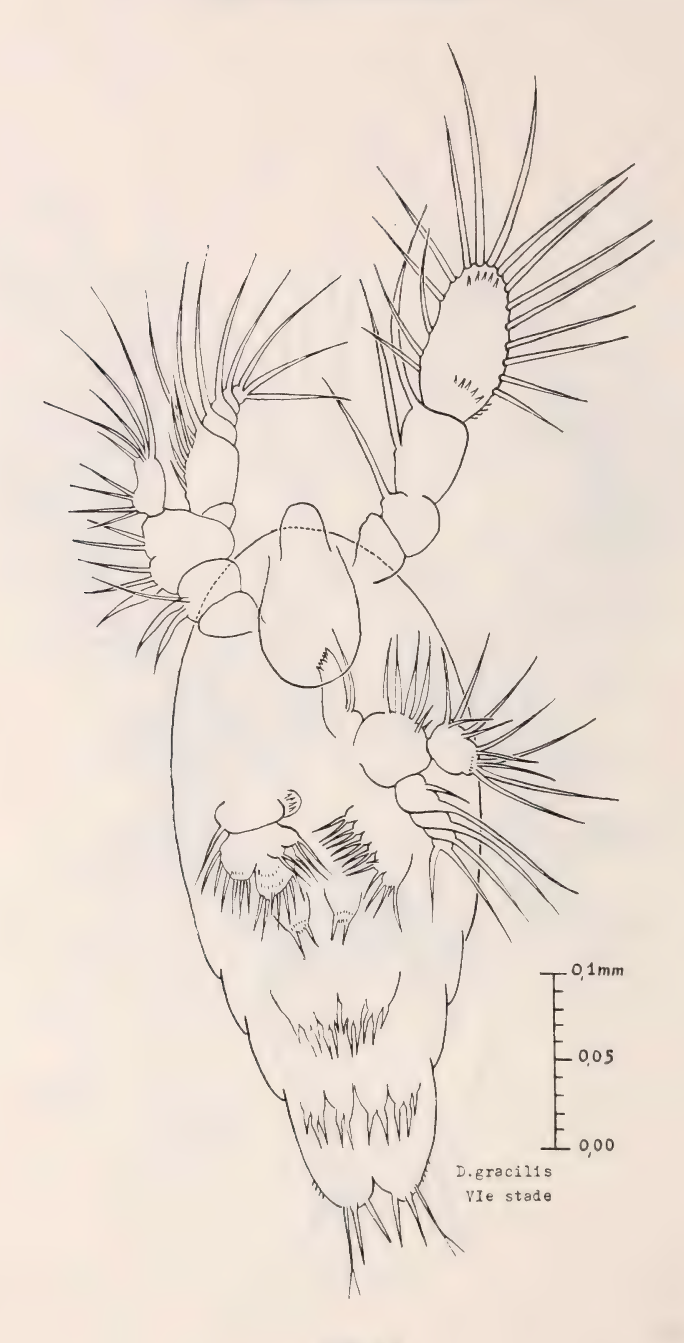


Fig. 13.

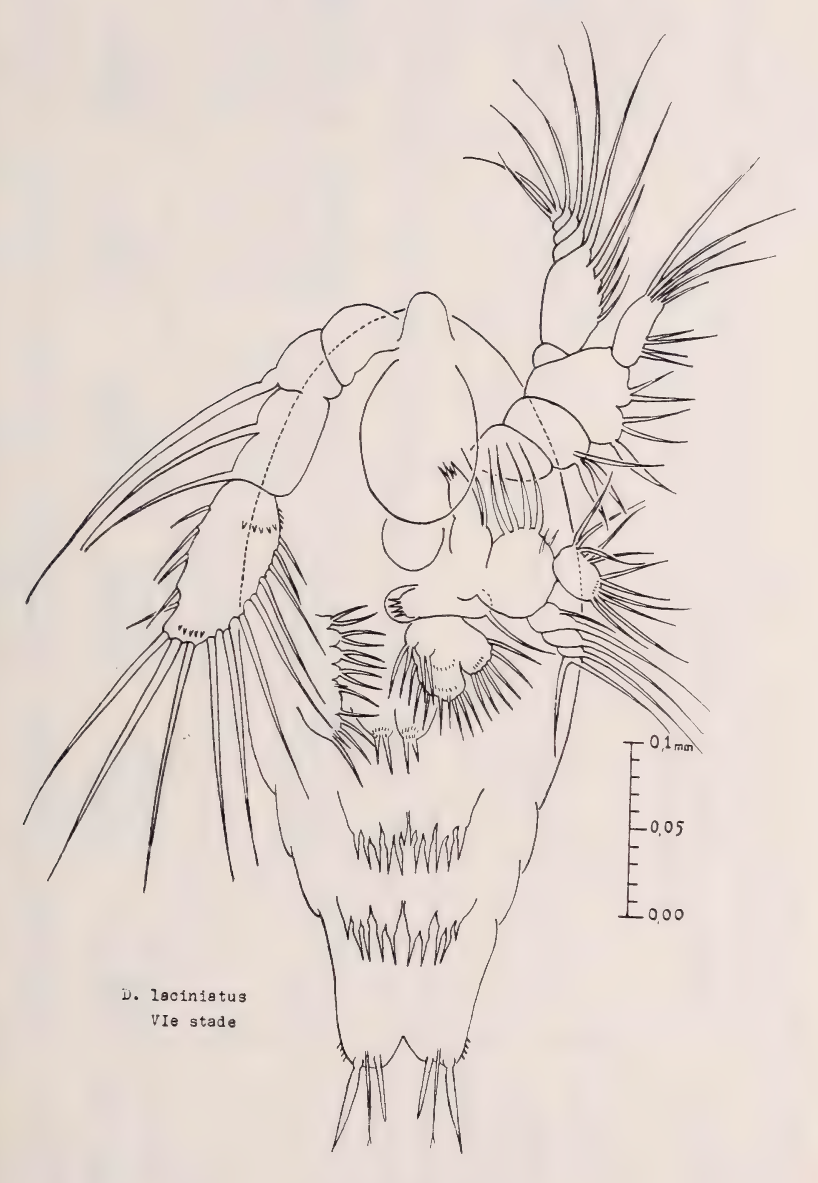


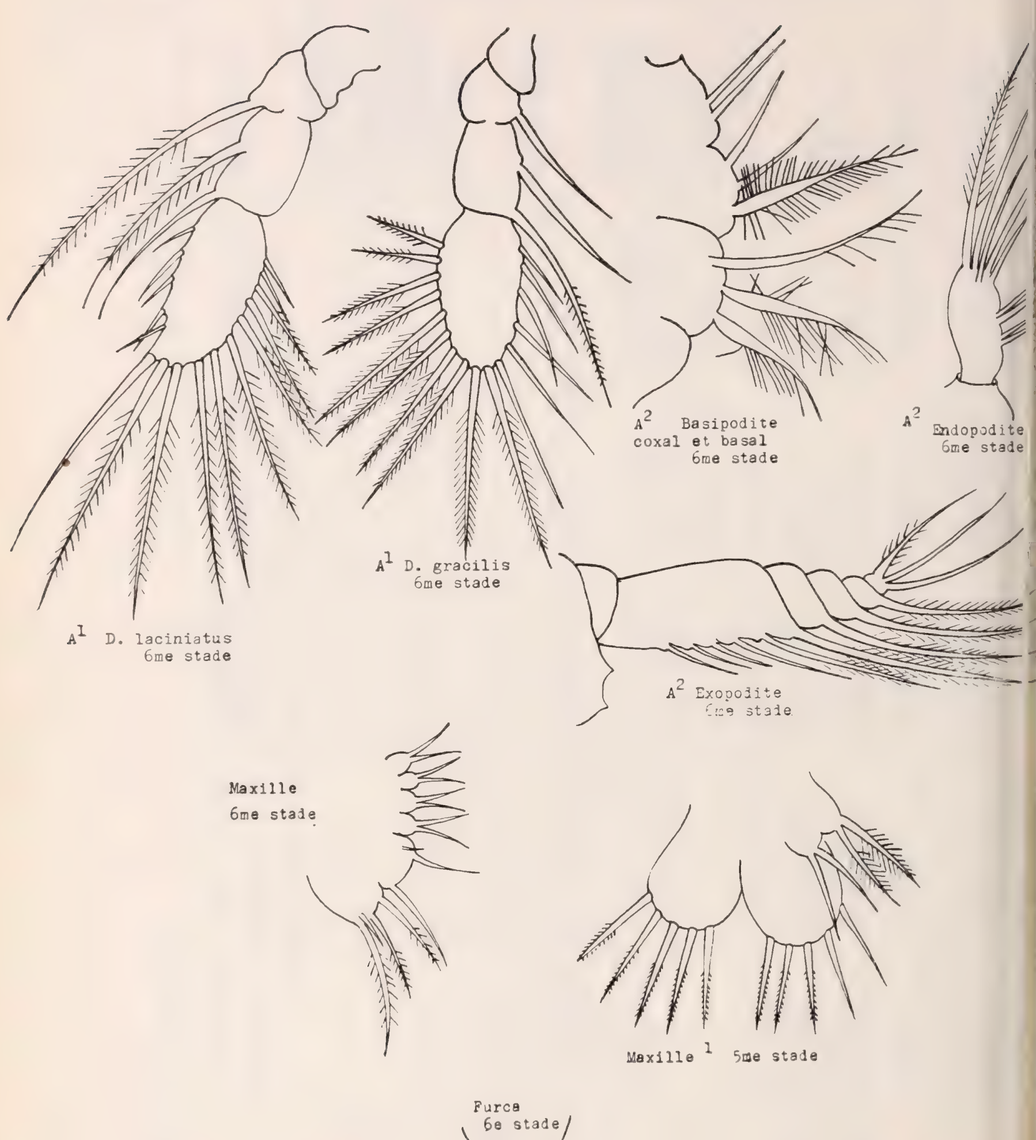
Fig. 14.

TABLEAU GÉNÉRAL DU DÉVELOPPEMENT DES NAUPLII DE *DIAPTOMUS GRACILIS ET D. LACINIATUS.*

	Stades:	I	II	III	IV	V	VI
	Longueur *D. gracilis*	128 à 192 μ	176 à 224 μ	192 à 288 μ	240 à 320 μ	288 à 384 μ	336 à 464 μ
	D. laciniatus	160 à 240 μ	192 à 272 μ	272 à 320 μ	304 à 352 μ	336 à 416 μ	432 à 480 μ
Antenne I	Nombre de segments	2	3	3	3	3	3
	Premier segment	désarmé à tous les stades					
	Deuxième segment	3 soies internes à tous les stades; dès le troisième stade, encoche plus ou moins profonde à la base de la soie inférieure, devenant un pli de la chitine aux stades V et VI sans cependant former de segment.					
	Troisième segment	3 soies terminales à tous les stades					
		2 spic. externes 6-8 spic. sub-termin.	1 sétule terminale 5/10 cils internes 7/12 cils externes 4 spic. sub-termin.	1 sétule terminale 1 soie interne 2 soies externes 4 spic. externes	3 soies internes 4 soies externes 4 spin. dors. 4 spin. externes	4 soies internes 6 soies externes 7/8 spin. sub-term. 5 spin. dors. 3 spin. externes	5 soies internes 8 soies externes 5 spin. sub-termin. 5 spin. dors. 4 spin. externes
Antenne II	*Basipodite*	Premier segment désarmé à tous les stades					
	Deuxième segment (coxal)	1 soie large 1 soie mince	1 soie large 1 soie mince	2 soies larges 1 soie mince	Idem pour stades IV, V et VI		
	Troisième segment (basal)	1 soie large 2 soies fines	1 soie large 2 soies fines	1 soie large 3 soies fines	1 soie large 4 soies fines	1 soie large 4 soies fines	1 soie large 4 soies fines
	Endopodite 1 seul segment	2 soies latérales 2 soies terminales	2 soies latérales 3 soies terminales	3 soies latérales 4 soies terminales	3 soies latérales 4 soies terminales	4 soies latérales 5 soies terminales	4 soies latérales 5 soies terminales
	Exopodite Segment I	marqué par pli	formé dès II[e] stade, désarmé et court à tous les stades II à VI				
	II	long 1 soie	long 2 soies	long 3 soies	long 4 soies	long 5 soies	long 6 soies
	III		[illegible]	3 soies aux stades III, IV, V et VI			

		I	II	III	IV	V	VI
		I, II et III: base avec fort crochet			IV, V et VI: lame chitineuse dentée avec 1 soie dorsale		
Mandibule	Basal	2 soies	2 soies	3 grandes soies 1 petite soie Ces petites soies (immersion)	4 grandes soies 2 petites soies ne sont pas toujours	4 grandes soies 2 petites soies visibles, souvent	4 grandes soies 2 petites soies repliées sur le basal
	Endopodite	6 soies	9 soies	10 soies	11 soies	11 soies	11 soies
	Exopodite segm. 1 » 2 » 3 » 4	1 soie 1 soie 1 soie 2 soies	2 soies 1 soie 1 soie 2 soies	2 soies 1 soie 1 soie 2 soies	2 soies 1 soie 1 soie 2 soies	2 soies 1 soie 1 soie 2 soies	2 soies 1 soie 1 soie 2 soies
Maxille I		—	—	1 épine courbe de chaque côté	Basal désarmé Endop.: 5 soies Exop. 3 soies	Basal désarmé 9 soies 5 soies	Basal: 1 soie et 4 fines dents (immersion) 12 soies 6 soies
Maxille II		—	—	—	—	Protubérance avec 2 épines	1 lobe à 4 soies * 1 lobe à 3 soies * 4 lobes à 2 soies
Maxillipède		—	—	—	—	—	protubérance à 2 soies et spin.
Pattes natatoires		—	—	—	—	—	2 paires Première: End.: 2 pointes et 1 plus petite extér. Exop.: 2 pointes et 1 plus petite extér. Deuxième: Endo.: 2 pointes Exop.: 2 pointes et 1 plus petite extér.
Furca, de chaque côté		1 soie	1 soie	1 soie 1 filament bifide	1 soie 1 filament bifide	1 soie 1 filament bifide	2 soies 1 filament bifide
		à tous les stades, rangées de spinules au-dessus de la furca.					

* Une soie souvent peu visible (immersion).



A1 D. laciniatus
6me stade
A1 D. gracilis
6me stade
A2 Basipodite
coxal et basal
6me stade
A2 Endopodite
6me stade
A2 Exopodite
6me stade
Maxille
6me stade
Maxille 1 5me stade
Furca
6e stade

Fig. 15.

Ces soies sont de différents types: simples, plumeuses ou barbelées. Plutôt que de les décrire toutes, j'ai choisi de faire un dessin très agrandi de certains appendices qui montrera le type des addendes (Fig. 15), soit:

A^1 de *D. laciniatus* et de *D. gracilis*, 6me stade;

A^2 Basipodite, coxal et basal, Endopodite et Exopodite de *D. laciniatus*, 6me stade; *D. gracilis* a les soies ornées de la même façon;

Maxille de *D. laciniatus*, 6me stade; les petites soies du premier et du second lobe sont beaucoup moins facilement visibles chez *D. gracilis*;

M^1 de *D. laciniatus*, 5me stade; pareil chez *D. gracilis*;

Furca, 6me stade de *D. laciniatus*; pareille chez *D. gracilis*.

Le tableau général du développement des nauplii fait ressortir l'ordre d'apparition des appendices.

J'ajouterai encore qu'afin d'avoir des résultats comparables dans les mesures concernant la taille des nauplii, mon travail est basé uniquement sur des pêches bi-mensuelles faites en 1946, de la surface à 25 mètres.

BIBLIOGRAPHIE

1914. Dietrich, W. *Die Metamorphose der freilebenden Süsswasser-Copepoden. I. Die Nauplien und das erste Copepodidstadium.* Zeitschrift für Wissensch. Zoologie, Bd. 113, p. 252-323; 19 fig.

1898. Giesbrecht, W. und Schmeil, O. *Copepoda. I. Gymnoplea.* Das Tierreich, herausgeg, v. F. E. Schulze, 6. Lfg.

1928. Gurney, Robert. *Dimorphism and state of growth in Copepoda.* Internat. Revue der gesammten Hydrologie und Hydrographie, 1928, Bd. XXI, p. 189-207.

927. Rzsoska, Juljian. *Einige Beobachtungen über temporale Grössenvariation bei Copepoden und einige andere Fragen ihren Biologie.* Internat. Revue der gesammten Hydrologie u. Hydrographie 1927, Bd. XVII, p. 99-114.

896. Schmeil, O. *Deutschlands freilebenden Copepoden. III. Teil: Centropagidae.* Biblioth. Zoolog. 1896, Bd. VIII, Heft 21.

925. Ziegelmayer, W. *Metamorphose und Wachstum der Cyclopiden.* Zeitschrift für Wissensch. Zoologie, Bd. 126, p. 493-570; 20 fig., 2 tableaux, 17 tabelles, 15 courbes.

Tome 55, nº 27. — Septembre 1948.

Liste des Strigéidés de Suisse

par

Georges DUBOIS

Avec 4 figures dans le texte.

INTRODUCTION

Sur la suggestion de notre regretté maître, le professeur O. Fuhrmann, et en utilisant son matériel, nous avions établi, en 1928, une première *Liste des Hémistomes trouvés en Suisse*, suivie de la description de quatre espèces nouvelles. Après vingt années au cours desquelles nous avons eu l'occasion d'étudier de nombreux matériaux de provenance étrangère et deux collections d'espèces indigènes (celle de M. le professeur Jean G. Baer, à l'Université de Neuchâtel, et celle du Dr Emile André, à Genève), nous croyons utile de compléter cette liste de Diplostominés et de la faire précéder de celle des « Holostomes » (ou Strigéidés s. str.) représentés dans ces collections.

Des indications bibliographiques, placées sous les noms d'espèces ou après la mention des cas d'infestation, permettront de se reporter aux descriptions ou revisions récentes et d'établir des concordances entre ces mentions et les relations antérieures de ces cas. Les astérisques signalent des cas non relatés ou récemment découverts.

Nous remercions ici M. le professeur Emile Guyénot, de l'Université de Genève, qui a eu l'obligeance de nous envoyer à l'examen la collection des Trématodes de feu le docteur Emile André, et notre ami, M. le professeur Jean G. Baer, auquel nous devons l'étude des matériaux que ses recherches helminthologiques lui permettaient de découvrir.

Famille Strigeidae Railliet.

Apharyngostrigea cornu (Zeder).

(Scheuring et Eversbusch, 1926, p. 41; Ciurea, 1927, p. 12; 1930, p. 277; Szidat. 1929*a*, p. 711; Dubois, 1938, p. 39; Byrd et Ward, 1943, p. 270; Pérez Vigueras, 1944, p. 294.)

1. D'*Ardea cinerea* L. [intestin]: matériel Baer, Genève, 2 novembre 1935 (Dub., 1938, p. 42).

Ophiosoma patagiatum (Creplin).

(Szidat, 1929*a*, p. 719: *O. Wedlii*; Dubois, 1938, p. 50.)

2. De *Botaurus stellaris* (L.) [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel. Une préparation (Dub., 1938, p. 53).

3. De *Botaurus stellaris* (L.) [intestin]: matériel Baer, Gex, 28 janvier 1933 (Dub., 1938, p. 53).

Strigea falconis Szidat.

(Szidat, 1929*a*, p. 696; Dubois, 1933, p. 1; 1938, p. 66.)

4. D'*Accipiter nisus* L. [intestin]: matériel Zschokke, Bâle, 20 octobre 1896, mentionné par Wolffhügel (1900, p. 12) et rapporté, vraisemblablement par erreur d'identification (cf. Dub., 1938, p. 40: historique), à « *Holostomum cornu* Nitzsch ».

Strigea strigis (Schrank).

(Szidat, 1929*a*, p. 692; Dubois, 1938, p. 86.)

5. D'*Asio flammeus* (Pont.) = *Brachyotus palustris* Forst (indication d'étiquette originale) [intestin]: matériel Zschokke, Bâle, 12 octobre 1896, comprenant trois exemplaires mentionnés par Wolffhügel (1900, p. 17) et attribués à « *Holostomum variabile* Nitzsch » (Dub., 1938, p. 89).

*6. D'*Asio flammeus* (Pont.) = *Asio brachyotus* (indication d'étiquette originale) [intestin]: Collection André, Genève, 18 décembre 1915. Deux exemplaires montés séparément en préparations totales, dont un atteint 6 mm. de longueur.

*7. D'*Asio otus* (L.) [intestin]: matériel Baer, Neuchâtel, 11 décembre 1922. Quatre exemplaires montés séparément en préparations totales et trois séries de coupes.

8. D'*Asio otus* (L.) [intestin]: matériel Baer, Genève, 12 décembre 1933. Deux exemplaires (Dub., 1938, p. 89).

9. De *Strix aluco* L. = *Syrnium aluco* (L.) (indication d'étiquette originale) [intestin]: matériel Zschokke, Bâle, 12 mai 1896, comprenant deux exemplaires mentionnés par Wolffhügel (1900, p. 16) et attribués à « *Holostomum variabile* » (Dub., 1938, p. 89).

Apatemon fuhrmanni Dubois.

(Dubois, 1937, p. 392; 1938, p. 98.)

Cette espèce est caractérisée par son segment antérieur campanulé, largement ouvert, et par un cône génital très développé, exsertile, froncé à l'état de rétraction. Rapport des longueurs (segm. post./segm. ant.): 1,75-2,32 (moyenne: 2,00).

*10. De *Chenopis atrata* (Lath.) [intestin]: Collection André, Genève, 1910 (l'étiquette porte comme nom d'hôte « *Cygnus ater* »). Deux exemplaires montés séparément en préparations totales.

Longueur totale: 2,07 à 2,31 mm. Largeur du segment antérieur: 0,64 à 0,72 mm.; du segment postérieur: 0,64 à 0,66 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 144-150/126-150 μ; du pharynx: 63 μ; de la ventouse ventrale: 200-207/207-220 μ; d'un œuf: 120/71 μ. Ovaire situé aux 23/100 de la longueur du second segment.

L'un des exemplaires montre nettement les sinuosités du canal hermaphrodite à travers le cône génital fortement rétracté.

*11. De *Cygnus olor* (Gm.) [intestin]: Collection André, Genève, janvier 1910. Trois exemplaires montés séparément en préparations totales.

Longueur totale: 1,8 à 3,3 mm. (le plus grand spécimen paraît un peu écrasé). Largeur du segment antérieur: 0,54 à 0,85 mm.; du segment postérieur: 0,54 à 0,70 mm. Diamètres de la ventouse ventrale: 216-225 μ; de l'ovaire: 90-135/135-190 μ; du testicule antérieur: 235-340/190-270 μ; du testicule postérieur: 270-365/

200-305 μ; des œufs: 106-110/64-72 μ (moyenne: 109/71 μ). Ovaire situé entre les 28/100 et les 30/100 de la longueur du second segment. Longueur et diamètre du cône génital dévaginé (mesurés hors de la bourse copulatrice): 180-540 μ et 60-180 μ.

Comme chez *Apatemon gracilis* (Rud.), les testicules sont cordiformes, à deux ou trois lobes largement arrondis et dirigés en avant ou, pour le premier, obliquement en direction antéro-dorsale.

*12. De *Cygnus olor* (Gm.) [intestin]: Collection André, Genève, octobre 1910. Quatre exemplaires montés séparément en préparations totales.

Longueur totale: 1,80 à 2,19 mm. Largeur du segment antérieur: 0,61 à 0,71 mm.; du segment postérieur: 0,51 à 0,72 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 135-140/105-110 μ; de la ventouse ventrale: 180-190 μ; de l'ovaire: 110-130/140-190 μ; du testicule antérieur: 315/290 μ; du testicule postérieur: 400/300 μ; des œufs: 98-108/67-71 μ (moyenne: 104/68 μ). Ovaire situé entre les 20/100 et les 28/100 de la longueur du second segment. Les follicules vitellogènes s'arrêtent à une très faible distance de l'extrémité postérieure du corps.

Apatemon gracilis (Rudolphi).

(Szidat, 1929*a*, p. 728; Yamaguti, 1933, p. 6; Dubois, 1938, p. 102; Stunkard, Willey et Rabinowitz, 1941, p. 492; Pérez Vigueras, 1944, p. 299 ou p. 7 du tiré à part.)

Rudolphi (1819) avait créé cette espèce à morphologie variable d'après un matériel provenant de l'intestin de *Mergus merganser* L. (Musée de Berlin, nº 1382; cf. *Monographie des Strigeida*, p. 103, fig. 45); il cite encore comme hôte *Mergus albellus* L. De nombreux auteurs la retrouvent, adaptée aux *Merginae*, aux *Anatinae* et aux *Anserinae*. Dans sa revision des Holostomides, Szidat (1929*a*) mentionne le parasite chez *Mergus serrator*, *Anas fusca*, *Anas clangula*, *Anas nigra* [1] et *Anser albifrons* (d'après Creplin) et chez *Anas boschas ferox*, *Harelda glacialis*, *Nyroca ferina* et *Nyroca clangula* (dans la Collection de Königsberg).

Yamaguti (1933) décrit quatre formes peu différentes les unes des autres: un *Apatemon gracilis* (Rud.), de *Mergus merganser*, un

[1] Nous n'avons pas trouvé la mention de cet hôte dans le travail de Creplin (1846).

Apatemon fuligulae Yamag., de *Fuligula fuligula* (L.) et de *Melanitta fusca stejnegeri* (Ridgway) — qui s'en distinguerait par les dimensions plus grandes des œufs [1] et le développement plus faible des ventouses —, un *Apatemon pellucidus* Yamag., obtenu expérimentalement chez des canetons, enfin un *Apatemon minor* Yamag., trouvé dans l'intestin d'*Anas platyrhyncha* L. et d'*Anas formosa* Georgi. *A. fuligulae* et *A. pellucidus* ne sont probablement que des espèces ou même des variétés physiologiques, obtenues l'une à partir de *Tetracotyle* encystés dans la peau et la chair de Siluridés, l'autre à partir de *Tetracotyle* rencontrés dans la cavité du corps de *Mogurnda obscura* (Temm. et Schleg.). De son côté, *A. gracilis* subit son développement larvaire dans le système circulatoire de sangsues d'eau douce (cf. SZIDAT, 1929*b* et 1931).

Dans les matériaux récoltés en Suisse, nous distinguons trois variétés. La première, hébergée par le Harle bièvre, représente la forme décrite par RUDOLPHI; elle semble bien caractérisée par la situation de l'ovaire entre le quart et les deux cinquièmes de la longueur du segment postérieur et par la petitesse relative des œufs dont les diamètres sont: 99/63 μ (Collection RUDOLPHI, Musée de Berlin, nº 1382), 83-90/63-65 μ (Collection MEHLIS, Musée de Berlin, nº 5786), 90/60 μ (d'après YAMAGUTI, 1933, p. 7), 96-101/61-70 μ, moyenne 97/66 μ (pour le matériel mentionné ci-dessous) [2].

Les deux autres variétés ont été trouvées chez des Anatidés. L'une, assez grande, est hébergée par l'Eider à duvet; nous la nommerons *Apatemon gracilis somateriae* nov. var.; l'autre, plus petite, recueillie dans l'intestin de différents canards, répondra au nom d'*Apatemon gracilis exilis* nov. var., en raison de sa taille fluette.

Apatemon gracilis gracilis (Rudolphi). — Diagnose: « Specimina... lineam excedentia, tenuia. Caput longum gracile, corpore haud crassius, apice lobatum, lobis variis, duobus tribusve oblongis.

---

[1] Les œufs d'*A. fuligulae* mesurent, d'après YAMAGUTI, 100-120/60-66 μ. Ceux d'*A. gracilis* (Rud.), chez *Mergus merganser* L., ont comme dimensions: 90/60 μ (YAMAGUTI), 83-99/63-65 μ (matériaux du Musée de Berlin, nº 1382 et 5786), 100-110/65-72 μ (collection CIUREA, d'après nos observations), 92-115/61-80 μ (collection RAUSCH, matériel américain, examiné par nous), 96-101/61-70 μ (chez des exemplaires associés à *Diplostomum pelmatoides* Dubois, voir cas nº 52).

[2] Cependant, dans un matériel provenant d'un Harle bièvre de Roumanie (collection CIUREA), les œufs étaient un peu plus grands: 100-110/65-72 μ (moyenne: 106/69 μ).

Corpus dorso convexo, abdomine concavo [1], utrinque attenuatum. Apex caudae discretus, brevis, poro exiguo prominulo terminatus » (RUDOLPHI, 1819, p. 355).

Les dimensions que nous avons prises sur le matériel original (Musée de Berlin, nº 1382) et pour l'exemplaire représenté dans la *Monographie des Strigeida* (fig. 45) sont les suivantes:

Longueur totale: 2,4 mm.
Segment antérieur: 0,600/0,455 mm.
Segment postérieur: 1,800/0,465
Diamètres:

ventouse buccale:	117/80 μ	ovaire:	130/180 μ
pharynx:	63	testicule antérieur:	325/270
ventouse ventrale:	190	testicule postérieur:	325/250
		œufs:	99/63

Situation de l'ovaire aux 37/100 du segment postérieur.
Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 8,1.

Les exemplaires de la Collection MEHLIS (Musée de Berlin, nº 5786), en provenance du même hôte, mesuraient 1,31 à 1,55 mm. Le rapport des longueurs (segm. post./segm. ant.) variait entre 1,8 et 2,5. Diamètres des œufs: 83-90/63-65 μ.

Les exemplaires de la Collection CIUREA, observés par nous et toujours du même hôte, avaient comme dimensions:

Longueur totale: 1,24-2,34 mm. Segment antérieur: 0,40-0,69/0,43-0,52 mm.; segment postérieur: 0,99-1,65/0,48-0,60 mm. Rapport des longueurs du second au premier: 2,17-2,39. Diamètres de la ventouse buccale: 110-135/100-135 μ; du pharynx: 72-80/60-72 μ; de la ventouse ventrale: 180-200/110-180 μ; du testicule antérieur: 210-380/325-360 μ; du testicule postérieur: 270-405/315-340 μ; des œufs: 100-110/65-72 μ (moyenne: 106/69 μ). L'ovaire (difficilement mesurable) est situé entre les 22-40/100 de la longueur du segment postérieur. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 6,3-7,8.

13. De *Mergus merganser* L. [intestin]: Collection Fuhrmann, provenance inconnue. Trois exemplaires se trouvaient asso-

[1] RUDOLPHI a pris la face dorsale pour la face ventrale. Il faut donc rétablir le texte ainsi: Corpus dorso concavo, abdomine convexo.

ciés aux spécimens de *Diplostomum pelmatoides* Dub. (cf. cas nº 52). Ils sont caractérisés par leur segment antérieur ovoïde à bulbiforme et par la grosseur relative des ventouses.

Longueur totale du corps: 1,80 à 2 mm. Segment antérieur: 0,60-0,72 0,48-0,54 mm.; segment postérieur: 1,20-1,38 0,45-0,55 mm. Rapport des longueurs du second au premier: 1,90-2,00. Diamètres de la ventouse buccale: 150-180 110-135 μ; du pharynx: 75-80 μ; de la ventouse ventrale: 250-255 235-245 μ; de l'ovaire (situé entre les 35 et les 40 100 de la longueur du segment

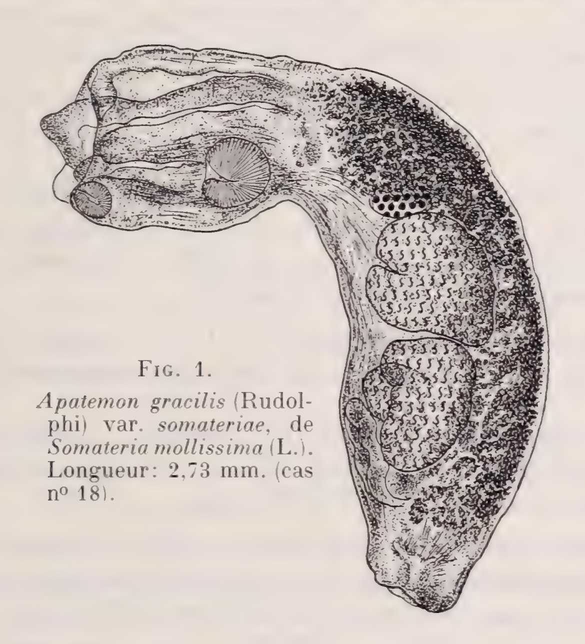


FIG. 1.
Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *somateriae*, de *Somateria mollissima* (L.). Longueur: 2,73 mm. (cas nº 18).

postérieur): 120 155 μ; des testicules: 215-220 200-235 μ; des œufs: 96-101 61-70 μ. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 8,2.

Apatemon gracilis somateriae nov. var. — Diagnose: Corps robuste. Segment postérieur de largeur généralement supérieure (ou égale) à celle du segment antérieur. Ventouses et testicules très développés. Diamètre moyen du pharynx: 103 μ.

Longueur totale: 1,50-3,30 mm.
Segment antérieur: 0,51-1,20/0,51-0,75 mm.
Segment postérieur: 0,96-2,10/0,57-0,84

Rapport des longueurs (segm. postér./segm. antér.): 1,50-2,73 (moyenne: 1,96).

Diamètres:

ventouse buccale:	135-200/110-170 μ
pharynx:	80-130/ 75-120
ventouse ventrale:	170-300/190-315
ovaire:	120-180/140-235
testicule antérieur:	270-470/330-470
testicule postérieur:	390-570/340-530
œufs:	94-120/ 63-79 (moyenne: 107/71).

Situation de l'ovaire dans le segment postérieur: 19-26/100.

Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 5,15-7,20 (moyenne: 6,10).

14. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève. Cinq exemplaires, dont deux débités en coupes sagittales. Nous les avions attribués à *Apatemon fuligulae* Yamaguti (Dub., 1938, p. 99 et 100).

Diamètres des œufs (moyenne): 111/70 μ. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 6,60-7,20.

15. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, 22 décembre 1914. Deux préparations de sept exemplaires chacune (Dub., 1938, p. 104).

Longueur totale: 1,47 à 2,82 mm. (moyenne: 2,29 mm.). Largeur du segment antérieur: 0,55 à 0,74 mm.; du segment postérieur: 0,60 à 0,84 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 140-190/110-160 μ; du pharynx: 95-100/75-96 μ; de la ventouse ventrale: 170-250/190-270 μ; de l'ovaire: 120-125/140-205 μ; du testicule antérieur: 270-450/330-470 μ; du testicule postérieur: 390-520/340-470 μ; des œufs: 94-112/65-75 μ (moyenne: 101/71 μ). Situation de l'ovaire: aux 19-24/100 de la longueur du segment postérieur. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 5,15-5,86.

*16. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, 2 octobre 1922. Un tube contenant de nombreux exemplaires plus ou moins macérés, associés à deux ou trois spécimens de *Cotylurus brevis* Dubois et Rausch (cf. cas nº 28).

Longueur totale: 2,70 à 3,15 mm. Largeur du segment antérieur: 0,51 à 0,75 mm.; du segment postérieur: 0,57 à 0,78 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 153-155/135-150 μ; du pharynx: 104 μ; de la ventouse ventrale: 216-225/260 μ; des œufs: 103-113/67-75 μ (moyenne: 107/70 μ).

*17. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: matériel Baer, Léman. Un exemplaire associé à un spécimen de *Diplostomum mergi* Dub. (cf. cas nº 50).

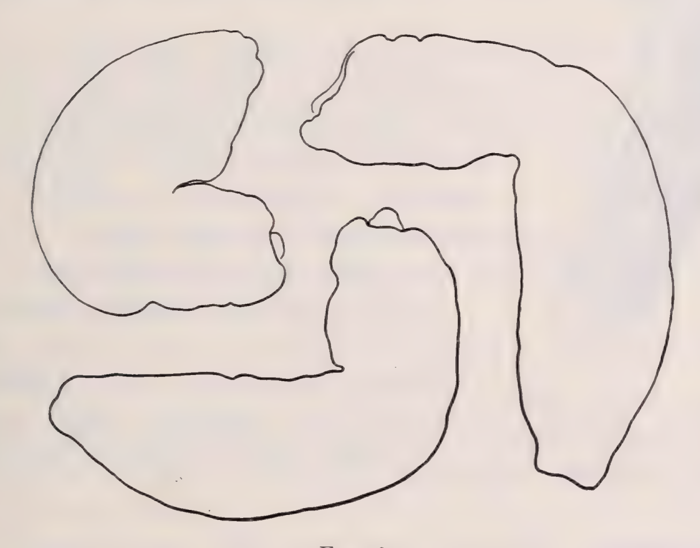


Fig. 2.

Trois profils d'*Apatemon gracilis* (Rudolphi) var. *somateriae*, de *Somateria mollissima* (L.) (cas nº 18).

*18. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: matériel Baer, lac de Neuchâtel, 8 novembre 1941. Plusieurs exemplaires associés à des spécimens de *Cotylurus brevis* Dubois et Rausch (cf. cas nº 29), sur une seule préparation.

Longueur totale: 2 à 3 mm. (moyenne: 2,53 mm.). Largeur du segment antérieur: 0,55 à 0,68 mm.; du segment postérieur: 0,66 à 0,81 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 160-200/145-170 μ; du pharynx: 108-130/100-120 μ; de la ventouse ventrale: 200-300/245-315 μ; de l'ovaire: 125-155/160-235 μ; du testicule antérieur: 370-470/360-430 μ; du testicule postérieur: 495-570/380-530 μ; des œufs: 102-120/66-79 μ (moyenne: 112/73 μ). Situation de

l'ovaire: aux 21-22/100 de la longueur du segment postérieur. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 5,87-6,33.

Chez les individus non contractés, la masse préovarienne des follicules vitellogènes apparaît tronquée suivant le plan horizontal du second segment et son apex pénètre parfois quelque peu, ventralement, dans la base du premier segment.

FIG. 3.
Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *exilis*, de *Nyroca ferina* (L.). Longueur: 2,07 mm. (cas nº 22).

Apatemon gracilis exilis nov. var. — Diagnose: Corps fluet. Segment postérieur de largeur généralement inférieure (ou égale) à celle du segment antérieur. Ventouses et testicules moyennement développés. Diamètre moyen du pharynx: 60 μ.

Longueur totale: 1,68-2,27 mm.
Segment antérieur: 0,54-0,87/0,30-0,57 mm.
Segment postérieur: 1,05-1,41/0,30-0,54
Rapport des longueurs (segm. postér./segm. antér.): 1,36-2,55 (moyenne: 1,73).

Diamètres:

ventouse buccale:	108-145/ 90-135 μ
pharynx:	60- 65/ 48- 65
ventouse ventrale:	145-198/125-198
ovaire:	100-135/105-150
testicule antérieur:	180-270/190-260
testicule postérieur:	190-315/210-270
œufs:	99-120/ 63-77 (moyenne: 107/71).

Situation de l'ovaire dans le segment postérieur: 13-28/100.
Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 6,9-10,3 (moyenne: 8,75).

19. D'*Anas querquedula* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, novembre 1919. Une préparation de quatre exemplaires (DUB., 1938, p. 104).

Longueur totale: 1,68 à 1,80 mm. (moyenne: 1,63 mm.). Largeur du segment antérieur: 0,30 à 0,54 mm.; du segment postérieur: 0,37 à 0,46 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 135/108-135 μ; du pharynx: 63-65 μ; de la ventouse ventrale: 162-198 μ; de l'ovaire: 100-135/105-135 μ; du testicule antérieur: 200-234/200-252 μ; du testicule postérieur: 252-280/234-252 μ; des œufs: 99-110/63-77 μ (moyenne: 104/70 μ). Situation de l'ovaire: aux 13-25/100 de la longueur du segment postérieur. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 6,9-7.

20. De *Bucephala clangula* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, 12 mars 1917. Une préparation de deux exemplaires, à cône génital dévaginé, comme ceux observés par Szidat (1929*a*, fig. 23), en provenance du même hôte (Dub., 1938, p. 104).

21. De *Nyroca ferina* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, janvier 1915. Une préparation de cinq exemplaires (Dub., 1938, p. 104).

Longueur totale: 1,70 mm. Diamètres de la ventouse ventrale: 160/140 μ.

22. De *Nyroca ferina* (L.) ♀ [intestin]: Collection André, Genève, 16 février 1915. Une préparation de sept exemplaires (Dub., 1938, p. 104).

Longueur totale: 1,98 à 2,27 mm. (moyenne: 2,12 mm.). Largeur du segment antérieur: 0,48 à 0,57 mm.; du segment postérieur: 0,45 à 0,54 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 110-145/100-117 μ; du pharynx: 60/48 μ; de la ventouse ventrale: 160-190/135-160 μ; de l'ovaire: 100-130/145-150 μ; du testicule antérieur: 180-270/190-260 μ; du testicule postérieur: 190-315/210-270 μ; des œufs: 100-120/63-75 μ (moyenne: 108/71 μ). Situation de l'ovaire: aux 24-28/100 de la longueur du segment postérieur. Rapport de la longueur totale du corps au diamètre moyen des testicules: 8,1-10,3.

*23. De *Nyroca ferina* (L.) ♂ [intestin]: Collection André, Genève, février 1915. Un exemplaire.

Longueur totale: 2,01 mm. Largeur du segment antérieur: 0,42 mm.; du segment postérieur: 0,39 mm. Diamètres de la ventouse

buccale: 108/90 μ; du pharynx: 60 μ; de la ventouse ventrale: 145/135 μ; des œufs: 102-113/68-75 μ (moyenne: 107/72 μ).

*24. De *Nyroca fuligula* (L.) ♂ = *Fuligula cristata* (indication d'étiquette originale) [intestin]: Collection André, Genève. Un exemplaire.

Longueur totale: 1,71 mm. Largeur du segment antérieur: 0,34 mm; du segment postérieur: 0,30 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 108/90 μ; de la ventouse ventrale: 145/125 μ; des œufs: 108-109/70 μ.

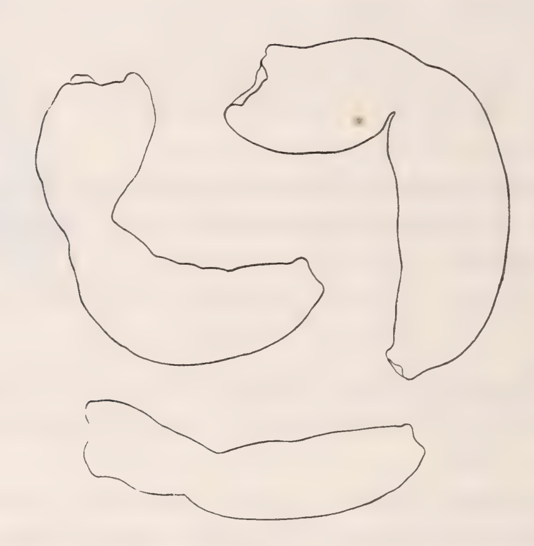


Fig. 4.

Trois profils d'*Apatemon gracilis* (Rudolphi) var. *exilis*, de *Nyroca ferina* (L.) (cas nº 22, les deux d'en haut) et d'*Anas querquedula* L. (cas nº 19, celui d'en bas).

L'existence de ces variétés et les fluctuations qu'on peut constater dans les mesures accusent bien cette « grande inconstance morphologique » observée déjà par Stunkard, Willey et Rabinowitz (1941, p. 494) chez *Apatemon gracilis* (Rud.). La forme décrite par ces auteurs a été obtenue expérimentalement dans l'intestin de canards infestés par des *Tetracotyle burti*, enkystés chez des sangsues.

Cotylurus brevis Dubois et Rausch, 1948.

(e. p. *Cotylurus cornutus* (Rud.) Szidat, 1929*a*, p. 733; Dubois, 1938, p. 124. — Dubois et Rausch, 1948, sous presse).

Dans un travail récent (1948), nous avons reconnu que deux types morphologiques avaient été confondus jusqu'ici sous la dénomination de *Cotylurus cornutus* (Rudolphi). L'un est la forme classique, à segment antérieur semi-globuleux, « poro capitis hemisphaerici multilobato » (Rudolphi, 1819, p. 90). La description originale (Rudolphi, 1809, p. 343-344) indique: « Caput discretum. semiglobosum, sive postice rotundatum, antice truncatum, parte antica, sive pori ampli labio lobato, lobis interdum valde exstantibus, pro variis animalculi motibus numero variis, quinque ad octo, quae totidem quasi vermis cornua referrent », ce que Dujardin (1845, p. 372) traduit ainsi: « Partie antérieure distincte, semiglobuleuse, arrondie en arrière, tronquée en avant, et offrant une large ouverture à bords lobés; lobes variables, plus ou moins nombreux (de 5 à 8), souvent très saillants et ressemblant à autant de cornes. » Ce ver mesure à peine moins qu'une ligne. Il paraît plus spécialement adapté aux *Charadrii*, bien que Ciurea l'ait récolté chez un Anatidé (cf. Dubois, 1938, p. 127, matériel de Bucarest) et que Bittner (1927) en décrive des exemplaires provenant du Pigeon de roche (matériel Sprehn, cf. Dubois, *loc. cit.*).

L'autre type morphologique, plus petit, nommé par nous *Cotylurus brevis* en raison de la longueur moindre du segment postérieur, présente une partie antérieure subglobuleuse, généralement plus longue que large, en forme de profonde calotte sphéroïdale, tronquée obliquement en avant, dont le bord dorsal a la courbure d'un fer de faucille, tandis que l'ouverture resserrée laisse sortir à peine les lobes de l'organe tribocytique. Par ailleurs, cette forme ne se distingue de l'espèce de Rudolphi que par la situation plus avancée et les dimensions plus petites de l'ovaire. Ses testicules sont aussi divisés en trois lobes dirigés postérieurement, largement arrondis, et les glandes vitellogènes atteignent presque l'extrémité postérieure du corps. Elle paraît adaptée aux Anatidés. Nous l'avons trouvée dans les matériaux suivants:

25. De *Nyroca fuligula* (L.) [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, novembre 1919. Une préparation.

Longueur totale: 1,17 à 1,59 mm. Rapport des longueurs du segment postérieur au segment antérieur: 1,43 à 1,94. Ovaire mesurant 120/150 μ, situé aux 11/100 de la longueur du segment postérieur (Dub., 1938, p. 127).

26. De *Nyroca marila* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, 20 décembre 1915. Une préparation renfermant 19 spécimens.

Longueur totale: 1,40 à 1,77 mm. Rapport des longueurs du segment postérieur au segment antérieur: 1,25 à 1,68. Ovaire mesurant 90-105/100-125 μ, situé entre les 14/100 et les 17/100 de la longueur du segment postérieur (Dub., 1938, p. 127).

27. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, décembre 1914. Une préparation de quatre spécimens.

Longueur totale: 1,04 mm. Rapport des longueurs du segment postérieur au segment antérieur: 1,66. Ovaire mesurant 65/75 μ, situé aux 12/100 de la longueur du segment postérieur (Dub., 1938, p. 127).

*28. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, 2 octobre 1922. Deux ou trois exemplaires associés à de nombreux spécimens d'*Apatemon gracilis* (Rud.) var. *somateriae* (cf. cas nº 16).

Longueur totale: 1,65 mm.; du segment antérieur: 0,60 mm.; du segment postérieur: 1,05 à 1,08 mm. Rapport des longueurs du segment postérieur au segment antérieur: 1,75. Longueur du bord ventral du segment antérieur: 0,40 mm.; longueur du bord dorsal (recourbé en fer de faucille), mesurée suivant la corde: 0,51 mm. Largeur du segment antérieur: 0,57 à 0,60 mm.; du segment postérieur: 0,51 à 0,58 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 140/100 μ; du pharynx: 72/63 μ; de la ventouse ventrale: 150/135 μ. Ovaire petit: 65/80 μ, situé entre les 13/100 et les 17/100 de la longueur du segment postérieur. Diamètres (dorso-ventral/antéro-postérieur) du premier testicule: 250/215-260 μ; du deuxième testicule: 270/230-250 μ, dont le bord postérieur se trouve aux 71/100 de la longueur du segment. Diamètres d'un œuf: 99/67 μ.

*29. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: matériel Baer, lac de Neuchâtel, 8 novembre 1941, décrit comme type par Dubois et Rausch. Une préparation contenant plusieurs exemplaires

associés à des spécimens d'*Apatemon gracilis* (Rud.) var. *somateriae* (cf. cas n° 18).

Longueur totale: 1,35 à 1,62 mm.; du segment antérieur: 0,48 à 0,60 mm.; du segment postérieur: 0,87 à 1,11 mm. Rapport des longueurs du segment postérieur au segment antérieur: 1,53 à 1,81 (moyenne: 1,73). Longueur du bord ventral du segment antérieur: 0,24 à 0,39 mm.; longueur du bord dorsal (recourbé en fer de faucille), mesurée suivant la corde: 0,48 à 0,60 mm. Largeur du segment antérieur: 0,44 à 0,54 mm.; du segment postérieur: 0,39 à 0,48 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 108/95-108 μ; de la ventouse ventrale: 135-180/135-170 μ. Ovaire mesurant 75-100/84-115 μ, situé entre les 8/100 et les 17/100 de la longueur du segment postérieur. Diamètres (dorso-ventral/antéro-postérieur) du premier testicule: 180-235/180-295 μ; du deuxième testicule: 180-235/180-340 μ, dont le bord postérieur se trouve entre les 65/100 et les 77/100 de la longueur du segment. Diamètres des œufs: 96-110/62-70 μ.

Cotylurus erraticus (Rudolphi).

(Szidat, 1929*a*, p. 736; Dubois, 1938, p. 128.)

30. De *Colymbus immer* (Brünn.) = *C. glacialis* L. [intestin]: Collection André, Genève, décembre 1911. Deux exemplaires montés séparément (Dub., 1938, p. 131).

La mention d'un « matériel Fuhrmann » (cf. Dub., 1938, p. 131), provenant de *Colymbus stellatus* Pont. = *C. septentrionalis* L., est relative à une préparation que détenait notre maître et dont l'étiquette portait l'indication: « F. 1122 Berlin ».

Cotylurus pileatus (Rudolphi).

(Szidat, 1929*a*, p. 740: *C. variegatus* Creplin; Dubois, 1938, p. 135.)

31. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: matériel Zschokke, Bâle, mentionné par Wolffhügel (1900, p. 62) sous le nom d'« *Holostomum variegatum* Duj. » (Dub., 1938, p. 138).

Cotylurus platycephalus (Creplin).

(Szidat, 1929*a*, p. 742; Dubois, 1938, p. 138.)

32. De *Larus ridibundus* L. [habitat ?]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel. Trois exemplaires, dont l'un mesure 6,57 mm. Diamètres des œufs: 105-110/64-75 μ. Situation de la ventouse buccale: aux 11 à 12/100 de la longueur du segment antérieur (Dub., 1938, p. 141).

*33. De *Larus ridibundus* L. [bourse de Fabricius]: matériel Baer, Genève, septembre 1930. Très nombreux exemplaires.

34. De *Stercorarius longicaudatus* (Vieill.) [habitat ?]: matériel Baer, lac Léman. Longueur d'un des exemplaires: 6,90 mm. Situation de la ventouse buccale: aux 17 à 21/100 de la longueur du segment antérieur (Dub., 1938, p. 141).

35. De *Stercorarius parasiticus* (L.) = *S. crepidata* (indication d'étiquette originale) [intestin]: Collection André, Genève. Plusieurs exemplaires. Longueur totale: 7,40 à 10,77 mm. Diamètres des œufs: 106-123/63-77 μ. Situation de la ventouse buccale: aux 14 à 21/100 de la longueur du segment antérieur (Dub., 1938, p. 141).

36. De *Stercorarius parasiticus* (L.) = *S. crepidata* Naum. (nec Gm.) [intestin et bourse de Fabricius]: Collection André, Genève. Plusieurs exemplaires, dont l'un mesure 7,35 mm. Diamètres des œufs: 115-125/63-65 μ (Dub., 1938, p. 141).

37. De *Podiceps cristatus* (L.) [bourse de Fabricius]: Collection André, Genève, décembre 1916. Nous n'avons retrouvé qu'un seul exemplaire mesurant 6,85 mm. Diamètres des œufs: 108-115/65-70 μ (André, 1917, p. 174, mention de *Strigea variegata* (Crepl.); Dub., 1938, p. 141).

*38. De *Podiceps cristatus* (L.) [bourse de Fabricius]: matériel Baer, lac de Neuchâtel, septembre 1947. Très nombreux exemplaires. Longueur totale: 5,46 à 6,90 mm. Situation de la ventouse buccale: aux 42 à 46/100 de la longueur du segment antérieur. Diamètres du pharynx: 180 μ; de la ventouse ventrale: 225-240/270-300 μ.

Ce dernier matériel a été l'objet d'un examen minutieux, en raison de son état de parfaite conservation. Nous fûmes rendu

attentif par notre ami, le professeur Baer, à la présence de papilles cuticulaires sur toute la surface du « bulbe génital ». Nous les avons aussi observées extérieurement, dans la zone périphérique du pore génital, d'où elles s'introduisent plus ou moins profondément dans la bourse copulatrice, en particulier sur la paroi postérieure.

Il s'agit là d'un caractère spécifique, qui, à notre connaissance, n'a pas encore été signalé. En procédant à une révision des matériaux de notre collection, nous avons retrouvé ces papilles chez les spécimens bien conservés (cas d'infestation n°s 33, 35 et 36, ci-dessus mentionnés), ainsi que sur les exemplaires que nous reçûmes de l'Institut zoologique de l'Université d'Upsala [hôte: *Rissa tridactyla* (L.)]. Nous les avons aussi observées sur les vers que H. B. Ward recueillit autour de l'anus d'un *Larus argentatus* Pont. (Douglas Lake, Michigan) et dont nous avons donné les mesures (1938, p. 123), en les attribuant à *Cotylurus communis* (Hughes). G.-R. La Rue (1932, p. 35-36 et fig. 2) avait déjà signalé de semblables particularités (« rounded cuticular bosses ») sur les deux faces opposées de la bourse copulatrice de cette dernière espèce.

Il semble donc bien que *Cotylurus communis*, soi-disant propre à l'Amérique du Nord, puisse être considéré, sinon comme identique à *Cotylurus platycephalus* (Crep.), du moins comme très voisin. Nous inclinons à en faire une variété, qu'on pourrait distinguer par sa longueur totale comprise entre 2,45 et 7,75 mm., alors que l'espèce européenne mesure 4 à 10 mm. La distinction des deux formes par les différences de valeurs du rapport des segments corporels ne semble guère décisive, puisque dans le nouveau matériel que J. G. Baer a récolté (cas n° 38), ces valeurs, pour *C. platycephalus*, oscillent entre 1,19 et 2,30 et coïncident ainsi à peu près avec celles qui semblaient caractériser *C. communis* (pour plus de détails, voir *Monographie des Strigeida*, p. 123 et 141). Le rapport du segment antérieur à la longueur totale du corps varie de 0,30 à 0,46 (moyenne: 0,36, c'est-à-dire à un ou deux centièmes près la valeur que nous avions trouvée pour *C. communis*; cf. *loc. cit.*).

Le même matériel (n° 38) nous a permis de constater que la partie distale de la vésicule séminale n'est qu'une pars muscularis et non une véritable poche éjaculatrice (cf. Dubois, 1938, p. 140) [1].

[1] Dans sa description de *Cotylurus communis* (Hughes), G.-R. La Rue (1932, p. 38) dit que « the ejaculatory pouch might easily be overlooked because it is narrow ».

Notre première interprétation, qui nous paraît récusable, se fondait sur l'examen d'une pseudo-structure d'apparence musculeuse, présentée par un seul des deux spécimens de la collection d'Upsala et résultant d'une étrange condensation du contenu de la pars muscularis le long de ses parois. Nous reconnaissons aujourd'hui la différence de structure histologique entre ce condensé et les parois fibreuses qui le contiennent.

Famille Diplostomatidae Poirier.

Diplostomum baeri Dubois.

(Dubois, 1937, p. 392; 1938, p. 166.)

39. De *Stercorarius longicaudatus* (Vieill.) [intestin]: matériel Baer, lac Léman, décrit comme type. Nombreux exemplaires (Dub., 1938, p. 166 et 167).

40. De *Stercorarius parasiticus* (L.) = *S. crepidatus* (indication d'étiquette originale) [intestin]: Collection André, Genève, 25 septembre 1919. Trois exemplaires (Dub., 1938, p. 166 et 167).

Diplostomum colymbi (Dubois).

(Dubois, 1928, p. 40; 1932, p. 388; 1938, p. 167.)

41. De *Colymbus arcticus* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, décrit comme type. Dix exemplaires (Dub., 1928, p. 40; 1938, p. 167 et 169).

42. De *Colymbus arcticus* L. [intestin]: matériel de l'Institut de Zoologie, Neuchâtel (Dub., 1932, p. 388; 1938, p. 167 et 169).

43. De *Colymbus immer* (Brünn.) = *C. glacialis* L. [intestin]: Collection André, Genève. Trois exemplaires (Dub., 1938, p. 168 et 169).

44. De *Colymbus stellatus* Pont. = *C. septentrionalis* L. [intestin]: matériel Baer, lac Léman, 27 décembre 1933. Plusieurs exemplaires (Dub., 1938, p. 167 et 169).

Diplostomum mergi Dubois.

(Dubois, 1932, p. 378; 1938, p. 179.)

45. De *Mergus merganser* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, mentionné par nous (1928, p. 33) sous le nom d'« *Hemistomum excavatum* (Rud.) » et décrit avec le matériel provenant du Harle huppé (cas n° 48) (Dub., 1932, p. 378 et pl. I, fig. 1; 1938, p. 179 et 181).

46. De *Mergus merganser* L. [intestin]: Collection André, Genève, novembre 1909. Cinq exemplaires répartis sur trois préparations (Dub., 1938, p. 179 et 181).

47. De *Mergus merganser* L. [intestin]: matériel Baer, lac Léman, 3 janvier 1934 (Dub., 1938, p. 179 et 181).

48. De *Mergus serrator* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, mentionné par nous (1928, p. 33) sous le nom d'« *Hemistomum excavatum* (Rud.) » et décrit comme type (Dub., 1932, p. 378 et pl. I et II, fig. 2 à 6; 1938, p. 179 et 181).

*49. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, décembre 1914. Neuf petits exemplaires répartis sur deux préparations.

Longueur totale: 0,81 à 1,14 mm. Segment antérieur: 0,47-0,63/0,22-0,28 mm.; segment postérieur: 0,34-0,51/0,19-0,26 mm. Rapport des longueurs du second au premier: 0,71-0,94. Diamètres de la ventouse buccale: 57-72/55-63 μ; du pharynx: 45-67/34-50 μ; de la ventouse ventrale: 52-72/50-72 μ; de l'organe tribocytique: 145-180/160-170 μ; de l'ovaire médian, situé à la limite des deux parties du corps: 70-72/70-85 μ; du testicule antérieur asymétriquement développé: 115-135/150-160 μ; du testicule postérieur bilobé, occupant toute la largeur du segment: 110-160/230-260 μ; des œufs: 90-96/54-65 μ.

Dans le premier segment du corps on trouve aux 36-37/100 de la longueur la limite antérieure des follicules vitellogènes; aux 56-58/100 la ventouse ventrale; aux 58-60/100 le bord antérieur de l'organe tribocytique; aux 72-80/100 le centre de cet organe. Le bord postérieur du deuxième testicule se situe entre les 62 et les 66/100 de la longueur du second segment.

*50. De *Somateria mollissima* (L.) [intestin]: matériel Baer, lac Léman. Un exemplaire vu de profil, associé à un spécimen d'*Apatemon gracilis* (Rud.) var. *somateriae* (cf. cas nº 17) et mesurant 1,40 mm. de longueur totale (segment antérieur: 0,80 mm.; segment postérieur: 0,60 mm.). Diamètres d'un œuf: 99/67 μ. Situation de la ventouse ventrale aux 59/100 de la longueur du segment antérieur.

Diplostomum parviventosum Dubois.

(Dubois, 1932, p. 380; 1938, p. 183.)

51. De *Mergus merganser* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel. Six exemplaires.

Diplostomum pelmatoides Dubois.

(Dubois, 1932, p. 384; 1938, p. 184.)

52. De *Mergus merganser* L. [intestin]: Collection Fuhrmann, provenance inconnue. Le matériel original, comprenant onze exemplaires associés à trois spécimens d'*Apatemon gracilis* (Rud.) (cf. cas nº 13), constitue une seule préparation.

Diplostomum pusillum (Dubois).

(Dubois, 1928, p. 36; 1932, p. 389; 1938, p. 186.)

53. De *Mergus merganser* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, décrit comme type. Espèce retrouvée par Ciurea en Roumanie.

Diplostomum spathaceum (Rudolphi).

(Krause, 1914, p. 136; Dubois, 1938, p. 187.)

54. De *Larus canus* L. [intestin]: Collection André, Genève, matériel non retrouvé. É. André (1917, p. 174) indique seulement: « décembre ».

55. De *Larus canus* L. [intestin]: Collection André, Genève, 14 janvier 1916. Une seule préparation d'une cinquantaine d'exemplaires (Dub., 1938, p. 191).

*56. De *Larus canus* L. [intestin]: Collection Fuhrmann, provenance inconnue. Le matériel comprend cinq exemplaires réunis en une seule préparation (nº 2873).

*57. De *Larus canus* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, 20 novembre 1919. Trois préparations de plusieurs exemplaires mesurant 1,83 à 3,39 mm.

58. De *Larus fuscus* L. [intestin]: matériel Baer, Genève, novembre 1935 (Dub., 1938, p. 191).

59. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: Collection André, Genève, matériel non retrouvé. É. André (1917, p. 174) indique seulement: « janvier ».

60. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: Collection André, Genève, matériel non retrouvé. É. André (1917, p. 174) indique seulement: « mars ».

61. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: Collection André, Genève, octobre 1910. Deux préparations (Dub., 1938, p. 191).

62. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, Neuchâtel. Six préparations d'un individu chacune. Longueur totale: 2,19 à 3,66 mm. (Dub., 1938, p. 191).

63. De *Larus ridibundus* L. [intestin]: matériel Zschokke, Bâle, 29 janvier 1897, mentionné par Wolffhügel (1900, p. 62) et rapporté à « *Hemistomum pileatum* » (Dub., 1938, p. 187 et 191).

64. De *Rissa tridactyla* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, matériel non retrouvé. É. André (1917, p. 174) indique seulement: « décembre ».

Glossodiplostomum glossoides (Dubois).

(Dubois, 1928, p. 37; 1932, p. 390; 1938, p. 197.)

65. De *Colymbus arcticus* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel, décrit comme type.

Hysteromorpha triloba (Rudolphi).

(KRAUSE, 1914, p. 219; CIUREA, 1930, p. 294; LUTZ, 1931, p. 337 ou 347; DUBOIS, 1938, p. 202.)

*66. De *Phalacrocorax carbo* (L.) [intestin]: Collection André, Genève. Un exemplaire. Longueur totale: 1,01 mm. Largeur maximum dans le segment antérieur: 0,63 mm. Diamètres de la ventouse buccale: 65/74 μ; de l'organe tribocytique, à grand axe transversal: 270/390 μ; des œufs: 92/65 μ.

Neodiplostomum inaequipartitum Dubois.

(DUBOIS, 1937, p. 393; 1938, p. 236.)

67. De *Buteo buteo* (L.) [intestin]: matériel Fuhrmann, de provenance non précisée, mentionné par nous (1928, p. 33) et attribué à « *Hemistomum cochleare* (Krause) ». Trois préparations et quatre coupes.

Neodiplostomum pseudattenuatum (Dubois).

(DUBOIS, 1928, p. 33; 1938, p. 253; YAMAGUTI, 1933, p. 21.)

68. De *Buteo buteo* (L.) [intestin]: Collection Fuhrmann, provenance inconnue. Le matériel original, comprenant quatre exemplaires, constitue une seule préparation portant encore l'ancien numéro: V 89. Dans sa thèse (1900, p. 15), WOLFFHÜGEL cite plusieurs fois un Trématode de la Buse commune, identifié avec « *Hemistomum spathula* Dies. »[1] ; mais la plupart des exemplaires proviennent de Fribourg-en-Brisgau.

Cette espèce a été retrouvée au Japon, par YAMAGUTI, et par nous-même dans les collections de Berlin et de Stuttgart.

---

[1] Parmi les citations d'« *Hemistomum spathula* Dies. » (WOLFFHÜGEL, 1900), nous relèverons les suivantes, qui se rapportent toutes à des matériaux provenant de Bâle:

p. 12: *Accipiter nisus* L. (collection Zschokke);
p. 15: *Buteo buteo* (L.) = *B. vulgaris* Bechst. (collection Wolffhügel, 19 janvier 1897, 12 exemplaires);
p. 17: *Asio flammeus* (Pont.) = *Brachyotus palustris* Forst. (collection Zschokke, 12 octobre 1896, 2 exemplaires associés à des spécimens de *Strigea strigis* (Schrank) (cf. cas nº 5).

Les remaniements systématiques, résultant de la revision du genre *Neodiplostomum* Railliet, rendent vaine toute tentative d'utiliser ces données.

Neodiplostomum spathoides Dubois.

(Krause, 1914, p. 179: *Hemistomum spathula* [= *Diplostomum spathula* Brandes, nec Creplin !]; Dubois, 1938, p. 258; 1947, p. 280.)

69. D'*Accipiter nisus* (L.) [intestin]: matériel Baer, Saint-Blaise (Neuchâtel). Trois exemplaires (Dub., 1947, p. 280-282, fig. 1-3).

Posthodiplostomum cuticola (v. Nordmann).

(Ciurea, 1930, p. 280; Dubois, 1938, p. 275.)

70. De *Nycticorax nycticorax* (L.) [intestin]: matériel Baer. Douvaine (Haute-Savoie, près du lac Léman), septembre 1934 (Dub., 1938, p. 277).

Posthodiplostomum impraeputiatum Dubois.

(Dubois, 1935*b*, p. 587; 1938, p. 281.)

71. De *Botaurus stellaris* L. [intestin]: matériel Baer, Gex, 28 janvier 1933.

Tylodelphys conifera (Mehlis).

(Dubois, 1937, p. 395; 1938, p. 302.)

72. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: matériel Baer, Neuchâtel. Très nombreux exemplaires. Longueur totale: 0,64 à 0,97 mm. Diamètres des œufs: 105-110/63-75 μ (Dub., 1938, p. 303 et 304, fig. 206).

*73. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: matériel Baer, lac de Neuchâtel, 29 novembre 1922. Quelques exemplaires jeunes. Longueur totale: 0,81 à 0,85 mm.

*74. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: matériel Baer, baie d'Auvernier, 12 septembre 1947. Trois exemplaires. Longueur totale: 1,17 à 1,44 mm. Diamètres d'un des œufs: 108/75 μ.

*75. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: matériel Baer, baie d'Auvernier, 25 juillet 1948. Neuf exemplaires. Longueur totale: 0,93 à 1,20 mm.

*76. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: Collection André, Neuchâtel (sic). Trois exemplaires. Longueur totale: 1,07 à 1,20 mm.

*77. De *Podiceps cristatus* (L.) [intestin]: Collection André, Genève, décembre 1911. Trois exemplaires, dont un écrasé, monté à part. Longueur totale: 1,32 à 1,41 mm. Diamètres d'un des œufs: 101/74 μ.

L'examen de ces nouveaux matériaux nous a permis une étude comparative de *Tylodelphys conifera* (Mehlis) et de *T. excavata* (Rudolphi). Nous croyons que les spécimens provenant de *Podiceps cristatus* (L.), déterminés par Krause comme « *Hemistomum excavatum* juv. » et déposés au « Zoologisches Institut und Museum der Universität » de Königsberg (Collection Dietz leg., Bartenstein), appartiennent à l'espèce de Mehlis, hébergée par les Grèbes, et non à celle de Rudolphi, tributaire des Ardéidés, de la Cigogne en particulier. Il se confirme, en effet, que les deux espèces manifestent une spécificité à l'égard de leurs hôtes. Bien qu'en apparence très semblables, elles se distinguent par les quatre caractères suivants:

	Tylodelphys conifera	*Tylodelphys excavata*
Longueur totale:	jusqu'à 1,44 mm.	jusqu'à 2,76 mm.
Longueur totale (moyenne):	1024 μ (sur 23 exempl.)	1709 μ (sur 36 exempl.)
Diamètres des œufs:	84-110/60-75 μ moyenne: 102/67 μ	81-100/45-70 μ moyenne: 87/52 μ
$\frac{\text{Long. moyenne du corps}}{\text{Long. moyenne des œufs}} =$	10	20
Adaptation parasitaire:	*Podicipedes*	*Gressores*

En conséquence, la mention de *Podiceps cristatus* (L.) comme hôte de *Tylodelphys excavata* (Rud.) (cf. *Monographie des Strigeida*, p. 308 et 482) peut être supprimée.

Tylodelphys excavata (Rudolphi).

(Krause, 1914, p. 147; Dubois, 1938, p. 305.)

78. De *Ciconia ciconia* (L.) [intestin]: matériel Baer, Genève, 5 octobre 1932 (Dub., 1938, p. 308).

Uvulifer denticulatus (Rudolphi).

(Dubois, 1935*a*, p. 158; 1938, p. 322.)

79. D'*Alcedo atthis ispida* L. [intestin]: Collection Fuhrmann. Une seule préparation totale de cinq exemplaires, portant l'ancien numéro: V 280. Nous croyons qu'elle contient le matériel récolté par Wolffhügel le 22 octobre 1897, à Bâle, et mentionné dans sa thèse (1900, p. 18) sous le nom d'« *Hemistomum denticulatum* Dies. 5 Stück » (Dub., 1938, p. 323 et 324).

Famille Cyathocotylidae Poche.

Cyathocotyle prussica Mühling.

(Mühling, 1896, p. 270; Dubois, 1938, p. 432.)

80. D'*Anas querquedula* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, provenance inconnue, novembre 1919. Une préparation contenant une quinzaine d'exemplaires (Dub., 1938, p. 434).
81. De *Mergus serrator* L. [intestin]: matériel Fuhrmann, lac de Neuchâtel. Une préparation contenant sept exemplaires (Dub., 1938, p. 434).

LISTE PAR HOTES

Accipiter nisus L.

Strigea falconis Szidat [1 cas].
Neodiplostomum spathoides Dubois [1 cas].

Alcedo atthis ispida L.

Uvulifer denticulatus (Rudolphi) [1 cas].

Anas querquedula L.

Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *exilis* [1 cas].
Cyathocotyle prussica Mühling [1 cas].

Ardea cinerea L.

Apharyngostrigea cornu (Zeder) [1 cas].

Asio flammeus (Pont.).

Strigea strigis (Schrank) [2 cas].

Asio otus (L.).

Strigea strigis (Schrank) [2 cas].

Botaurus stellaris (L.).

Ophiosoma patagiatum (Creplin) [2 cas].
Posthodiplostomum impraeputiatum Dubois [1 cas].

Bucephala clangula (L.).

Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *exilis* [1 cas].

Buteo buteo (L.).

Neodiplostomum inaequipartitum Dubois [1 cas].
Neodiplostomum pseudattenuatum (Dubois) [1 cas].

Chenopis atrata (Lath.).

Apatemon fuhrmanni Dubois [1 cas].

Ciconia ciconia (L.).

Tylodelphys excavata (Rudolphi) [1 cas].

Colymbus arcticus L.

Diplostomum colymbi (Dubois) [2 cas].
Glossodiplostomum glossoides (Dubois) [1 cas].

Colymbus immer (Brünn.).

Cotylurus erraticus (Rudolphi) [1 cas].
Diplostomum colymbi (Dubois) [1 cas].

Colymbus stellatus Pont.

Diplostomum colymbi (Dubois) [1 cas].

Cygnus olor (Gm.).

Apatemon fuhrmanni Dubois [2 cas].

Larus canus L.

Diplostomum spathaceum (Rudolphi) [4 cas].

Larus fuscus L.

Diplostomum spathaceum (Rudolphi) [1 cas].

Larus ridibundus L.

Cotylurus pileatus (Rudolphi) [1 cas].
Cotylurus platycephalus (Creplin) [2 cas].
Diplostomum spathaceum (Rudolphi) [5 cas].

Mergus merganser L.

Apatemon gracilis gracilis (Rudolphi) [1 cas].
Diplostomum mergi Dubois [3 cas].
Diplostomum parviventosum Dubois [1 cas].
Diplostomum pelmatoides Dubois [1 cas].
Diplostomum pusillum (Dubois) [1 cas].

Mergus serrator L.

Cyathocotyle prussica Mühling [1 cas].
Diplostomum mergi Dubois [1 cas].

Nycticorax nycticorax (L.).

Posthodiplostomum cuticola (v. Nordmann) [1 cas].

Nyroca ferina (L.).

Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *exilis* [3 cas].

Nyroca fuligula (L.).

Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *exilis* [1 cas].
Cotylurus brevis Dubois et Rausch [1 cas].

Nyroca marila (L.).

Cotylurus brevis Dubois et Rausch [1 cas].

Phalacrocorax carbo (L.).

Hysteromorpha triloba (Rudolphi) [1 cas].

Podiceps cristatus (L.).

Cotylurus platycephalus (Creplin) [2 cas].
Tylodelphys conifera (Mehlis) [6 cas].

Rissa tridactyla (L.).

Diplostomum spathaceum (Rudolphi) [1 cas].

Somateria mollissima (L.).

Apatemon gracilis (Rudolphi) var. *somateriae* [5 cas].
Cotylurus brevis Dubois et Rausch [3 cas].
Diplostomum mergi Dubois [2 cas].

Stercorarius longicaudatus (Vieill.).

Cotylurus platycephalus (Creplin) [1 cas].
Diplostomum baeri Dubois [1 cas].

Stercorarius parasiticus (L.).

Cotylurus platycephalus (Creplin) [2 cas].
Diplostomum baeri Dubois [1 cas].

Strix aluco L.

Strigea strigis (Schrank) [1 cas].

SOMMAIRE

Quatre-vingts-un cas d'infestation d'Oiseaux par des Strigéidés et des Diplostomidés sont relatés, le plus souvent avec mention des principales caractéristiques des parasites dont une liste par hôtes est établie.

Trois variétés d'*Apatemon gracilis* (Rudolphi) sont décrites.

Cotylurus communis (Hughes), de l'Amérique du Nord, est considéré comme variété de *C. platycephalus* (Creplin), dont il ne diffère par aucun indice morphologique suffisant. Il conviendra de le nommer *Cotylurus platycephalus* (Creplin) var. *communis* (Hughes).

BIBLIOGRAPHIE

1917. André, É. *Contribution à l'étude de la faune helminthologique de la Suisse* Rev. suisse Zool. Genève, vol. 25, p. 169-177.

1927. Bittner, H. *Parasitologische Beobachtungen.* Z. InfektKr. Berlin, vol. 30, p. 213-227; 8 fig.

1943. Byrd, E. E. et Ward, J. W. *Notes on the genital system of the bird fluke, Apharyngostrigea cornu (Zeder).* J. Parasit. Urbana, vol. 29, p. 270-274; 3 fig.

1927. Ciurea, I. *Contributions à l'étude morphologique de Strigea cornu (Rud.)*. Bull. Sect. sci. Acad. roumaine, vol. 11, p. 12-16; pl. 1 et 2.

1930. —— *Contributions à l'étude morphologique et biologique de quelques Strigéidés des Oiseaux ichtyophages de la faune de Roumanie (Recherches expérimentales)*. Arch. roumaines Pathol. expér. Microbiol., vol. 3, p. 277-323; pl. 1-17.

1846. Creplin, F. C. H. *Nachträge zu Gurlt's Verzeichniss der Thiere, bei welchen Entozoen gefunden worden sind.* Arch. Naturgesch. Berlin, 12. Jahrg., 1, p. 129-160.

1928. Dubois, G. *Descriptions de nouveaux Trématodes d'Oiseaux du genre « Hemistomum »*. Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 52, p. 33-44; 4 fig.

1932. —— *Revision des « Hémistomes » et étude de formes nouvelles.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 56, p. 375-412; 5 fig. + pl. 1-4.

1933. — *Notes sur deux espèces de Strigeidae et sur une espèce d'Hemiuridae.* Rev. suisse Zool. Genève, vol. 40, p. 1-10; 4 fig.

1935*a*. —— *Contribution à l'étude des Hémistomes (Alariidae) du Musée de Vienne.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 59, p. 145-183; 24 fig.

1935*b*. —— *Neodiplostomum impraeputiatum Dubois, 1934, nouveau parasite d'Oiseaux (Trematoda: Alariidae).* Rev. suisse Zool. Genève, vol. 42, p. 587-592; 4 fig.

1937. —— *Sur quelques Strigéidés.* Rev. suisse Zool. Genève, vol. 44, p. 391-396.

1938. —— *Monographie des Strigeida (Trematoda).* Mém. Soc. neuch. Sci. nat., t. VI, 535p.; 354 fig.

1947. —— *L'Épervier commun, hôte de Neodiplostomum spathoides Dub.* Rev. suisse Zool. Genève, vol. 54, p. 280-282; 3 fig.

1948. Dubois, G. et Rausch, R. *A contribution to the study of North American strigeids (Trematoda).* Amer. Midl. Nat. (sous presse).

1845. Dujardin, F. *Histoire naturelle des Helminthes ou Vers intestinaux.* XVI + 654 + 15 p.; 12 pl. Paris.

1899. Hausmann, L. *Zur faunistik der Vogeltrematoden.* Zbl. Bakt. Jena, Orig., Bd. 26, p. 447-453.

1914. Krause, R. *Beitrag zur Kenntnis der Hemistominen.* Z. wiss. Zool. Leipzig, Bd. CXII, p. 93-238; fig. A-C_3, pl. 6.

1932. La Rue, G. R. *Morphology of Cotylurus communis Hughes (Trematoda: Strigeidae).* Trans. Amer. micr. Soc. Menasha, vol. 51, p. 28-47; pl. 4-7.

1931. Lutz, A. *Contribuiçao ao conhecimento da ontogenia das Strigeidas. I. Ontogenia de Hemistomum trilobum (Rudolphi, 1819).* Mem. Inst. Osw. Cruz, Rio de J., vol. 25, p. 333-342; pl. 87 et 88 [Trad. allemande: p. 343-353.]

1896. Mühling, P. *Beiträge zur Kenntnis der Trematoden.* Arch. Naturgesch. Berlin, 62. Jahrg., 1, p. 243-279; pl. 16-19.

1809. Rudolphi, K. A. *Entozoorum sive Vermium intestinalium historia naturalis.* II, 457 p.; pl. 7-12. Amstelaedami.

1819. —— *Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi.* X + 811 p.; 3 pl. Berolini.

1926. Scheuring, L. et Eversbusch, E. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Strigea (Holostomum) cornu Rud.* Zool. Anz. Leipzig, Bd. 66, p. 41-54; 7 fig.

1941. Stunkard, H. W., Willey, C. H. et Rabinowitz, Y. *Cercaria burti Miller, 1923, a larval stage of Apatemon gracilis (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928.* Trans. Amer. micr. Soc. Menasha, vol. 60, p. 485-497; pl. 1 et 2.

1929*a*. Szidat, L. *Beiträge zur Kenntnis der Gattung Strigea (Abildg.). I. Allgemeiner Teil: Untersuchungen über die Morphologie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte der Holostomiden nebst Bemerkungen über die Metamorphose der Trematoden und die Phylogenie derselben.*

II. Spezieller Teil: Revision der Gattung Strigea nebst Beschreibung einer Anzahl neuer Gattungen und Arten. Z. Parasitenk. Berlin., Bd. 1, p. 612-764; 35 + 35 fig., pl. 8.

1929*b*. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden III. Ueber zwei Tetracotylen aus Hirudineen und ihre Weiterentwicklung in Enten zu Cotylurus cornutus Rud. und Apatemon gracilis Rud.* Zool. Anz. Leipzig, Bd. 86, p. 133-149; 8 fig.

1931. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden IV. Die Cercarie des Entenparasiten Apatemon (Strigea) gracilis Rud. und ihre Entwicklung im Blutgefässsystem des Zwischenwirtes (Herpobdella atomaria Car.).* Z. Parasitenk. Berlin, Bd. 3, p. 160-172; 13 fig.

1944. Pérez Vigueras, I. *Trematodes de la super-familia Strigeoidea; descripcion de un genero y siete especies nuevas.* Universidad de la Habana, nº 52-53-54, p. 293-314; fig. 1-16.

1900. Wolffhügel, K. *Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen.* Inaug.-Diss. (Basel). 204 p.; pl. 1-7. Freiburg i. Br.

1933. Yamaguti, S. *Studies on the helminth fauna of Japan. Part. 1. Trematodes of Birds, Reptiles and Mammals.* Japan. J. Zool. Tokyo, vol. 5, p. 1-134; 57 fig.

Tome 55, nº 28. — Septembre 1948.

Actions paradoxales des glandes génitales [1]

par

Kitty PONSE

Professeur à l'Université de Genève.

Avec 25 figures dans le texte.

I. INTRODUCTION

La constitution héréditaire du sexe nous confère une bipotentialité fondamentale latente. Nous avons héréditairement tout ce qu'il faut pour réaliser le sexe mâle ou le sexe femelle, et si, en définitive, nous ne sommes pas des hermaphrodites, cela est dû à une prévalence de l'une des deux chaînes de réactions qui se déroule avec plus d'intensité et plus de rapidité et qui peut inhiber la réaction inverse.

Cette bipotentialité cachée imprime son sceau à toute l'histogenèse sexuelle.

Gonades. — La gonade est formée de deux territoires: Cortex périphérique à potentialités ovariennes et Medulla à potentialités testiculaires (fig. 1).

Ces deux territoires, une fois différenciés, exercent sur le territoire hétérologue une action inhibitrice, d'où son avortement.

Gonoductes. — Plus tard, s'édifie un double système de gonoductes: canaux de Wolff et canaux de Muller, dans chaque sexe, et dont l'un se développera au détriment de l'autre, selon le sexe de l'individu. Chez le mâle, ce sera le système wolffien qui donnera l'épididyme, les canaux déférents et leurs dérivés, les vésicules séminales; chez la femelle, ce sera le système müllérien qui évoluera en

[1] Conférence faite à l'Assemblée annuelle de la Société suisse de Zoologie à Berne, 3 avril 1948.

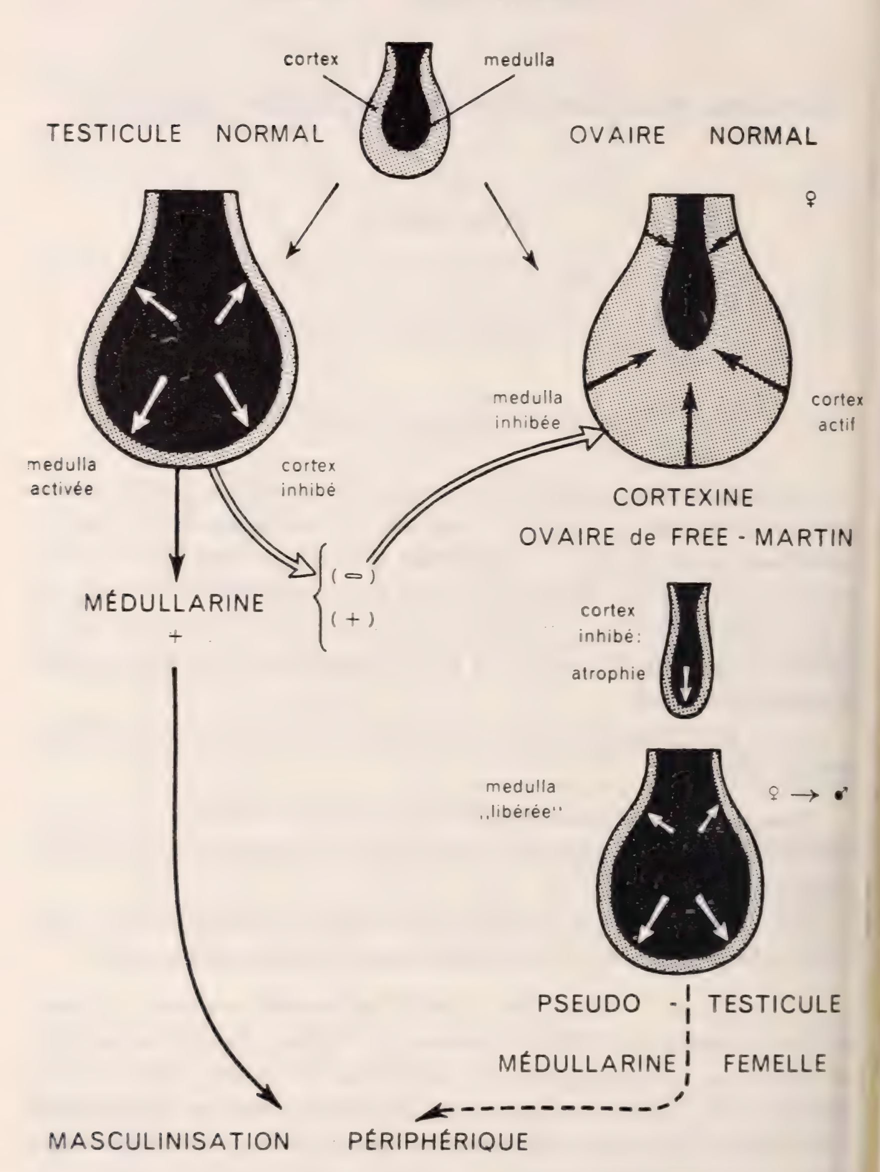


FIG. 1.

Les deux territoires de la gonade et la masculinisation embryonnaire du free-martin.

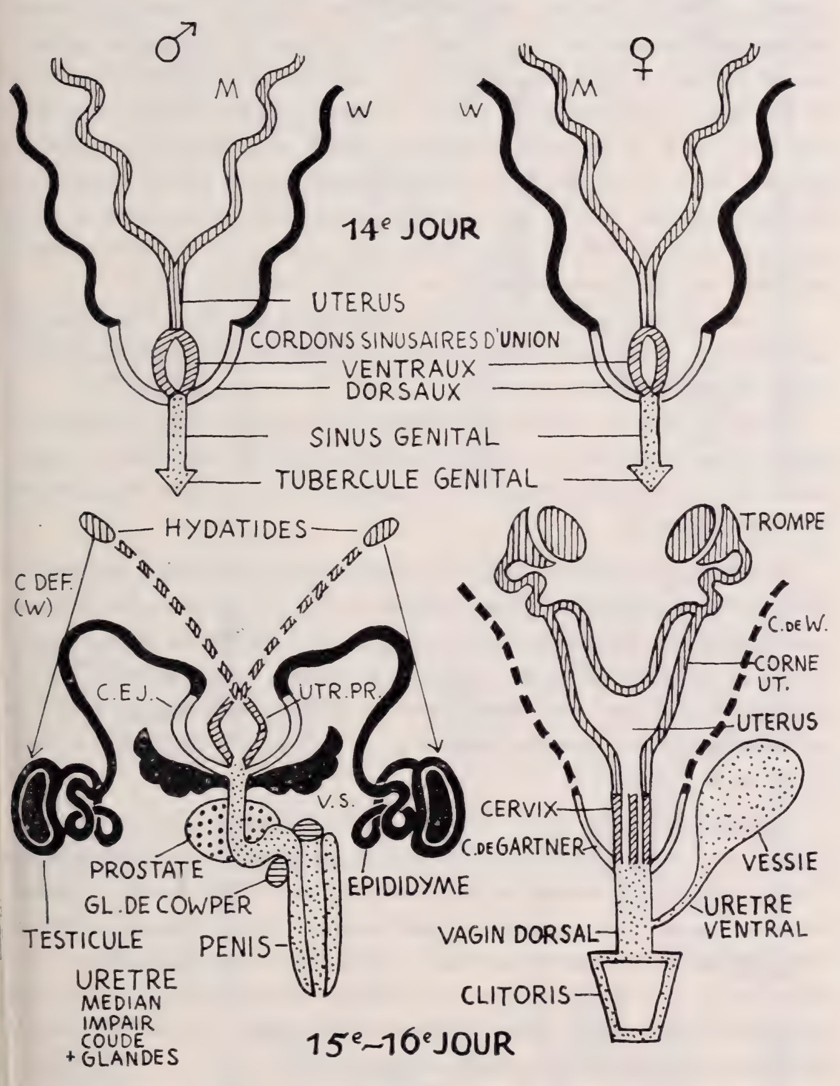


Fig. 2.
Evolution des gonoductes et du sinus uro-génital chez un Rongeur tel que la Souris.

trompes, cornes utérines, utérus, tandis que des reliquats non fonctionnels rappellent, dans chaque sexe, l'évolution bisexuée initiale.

Système uro-génital. — Le territoire terminal du tractus sexuel: le sinus uro-génital et le tubercule génital externe, est constitué par une ébauche unique, bipotente: chez le mâle, ce sinus évoluera en donnant un urètre long, coudé, central, muni de glandes prostatiques et bulbo-urétrales de Cowper, traversant ensuite tout l'axe de l'organe copulateur ou pénis, et fonctionnant comme uro-spermiducte. Chez la femelle, il restera court, rectiligne, dépourvu de glandes bien développées et se dédoublera en un urètre ventral et un vagin dorsal, tandis que le clitoris reste petit, et le méat urinaire plus ou moins ventral, plus ou moins séparé de l'orifice génital (schéma moyen d'un Rongeur tel que la Souris, fig. 2).

A cet appareil génital s'ajoute l'ensemble des caractères sexuels secondaires, morphologiques, physiologiques et psychiques, constituant le dimorphisme sexuel.

Il est de notion courante que la castration le fait disparaître, tandis que la greffe ou l'injection des sécrétions des glandes génitales, les hormones sexuelles, le maintient ou le fait réapparaître chez les castrats.

Hormones sexuelles. — Ces hormones sont des stérols dérivés du cholestérol à squelette tétracyclique A, B, C, D, le cycle D étant penténique. Il existe un ou deux groupes méthyles (CH_3) en 10 et 13, et certains radicaux oxydés aux points névralgiques 3 et 17, parfois 16. Ce sont des corps saturés, ou non saturés, avec une ou plusieurs doubles liaisons dans le cycle A (en 4-5 ou 2, 3, 5), rarement en B (fig. 3 et 4).

Androgènes (fig. 3). — Parmi les androgènes, la testostérone, cétone en 3, ol en 17 avec une double liaison en 4-5, est excrétée dans l'urine sous forme moins active, saturée et oxydée en 17: l'androstérone. Le sel propionate de testostérone en 17 est le *perandren* commercial. Cette hormone fait pousser la crête du Chapon à la dose de 13 γ ou développe la vésicule séminale (50 γ) ou fait apparaître une zone claire supranucléaire dans les cellules de la prostate ventrale du Rat mâle castré (15 γ).

Il existe beaucoup d'autres androgènes dont l'adrénostérone, la déhydroandrostérone et l'androstènediol sont remarquables au point de vue physiologique et extraits de la corticosurrénale ou de l'urine.

PRINCIPAUX OESTROGENES

OESTRONE

OESTRADIOL

OESTRIOL

EQUILINE

EQUILENINE

ANOL

STILBOESTROL

AC. DOISYNOLIQUE

AC. ALLENOLIQUE

FIG. 4.

Principaux œstrogènes.

ANDROSTERONE

TESTOSTERONE

PREGNÈNE-OL-ONE

ADRENOSTERONE

ANDROSTANEDIONE

DEHYDRO-ANDROSTERONE

ANDROSTENEDIOL

FIG. 3.

Principaux androgènes.
Les groupes méthyles CH_3 sont indiqués en 10 et13 par un simple trait.

Oestrogènes (fig. 4). — L'hormone femelle type est l'œstradiol. Le noyau A est aromatisé (trois doubles liaisons); un seul groupe

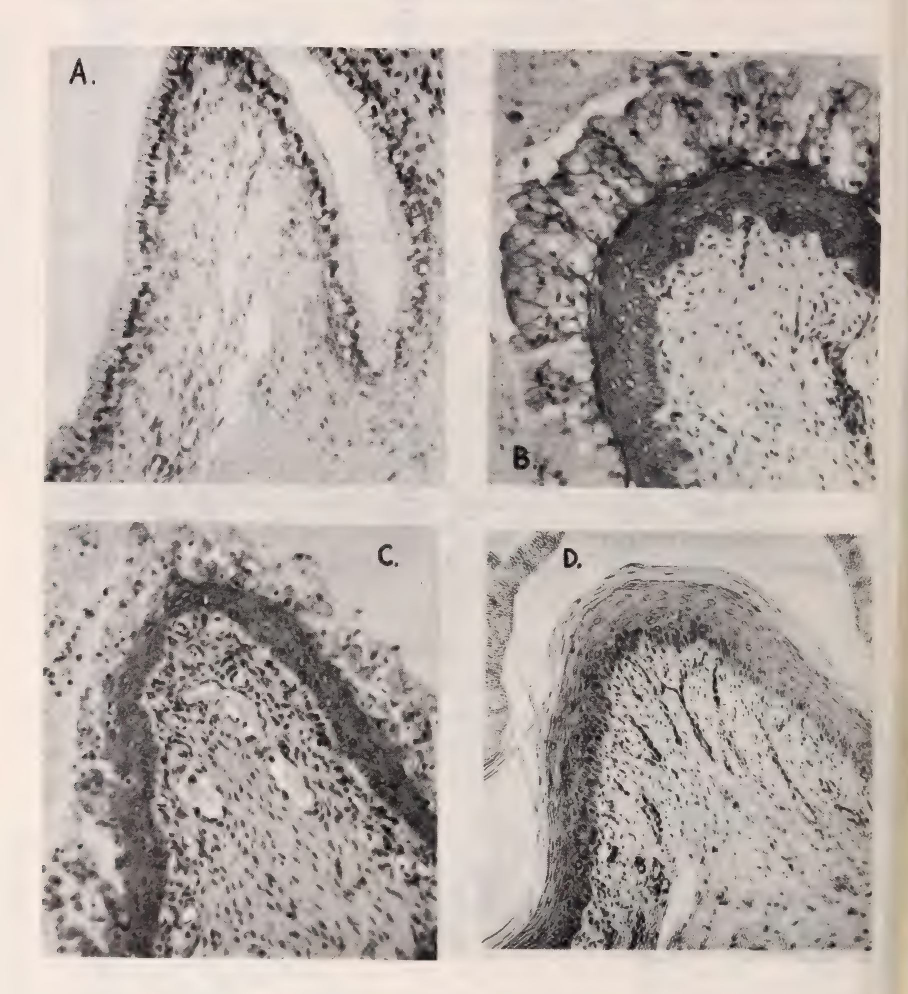


FIG. 5.
Réaction œstrale du vagin de Cobaye (BCD) et son état de repos (A).

méthyle se trouve en 13; deux oxhydriles en 3 et 17. Elle a été extraite de l'ovaire de truie avec une extrême difficulté, ainsi que sa forme oxydée en 17 l'œstrone, et passe ainsi que sous une forme peu active, l'œstriol (3 hydroxyles en 3, 16, 17), dans l'urine.

Le sel dipropionate d'œstradiol constitue l'*ovocycline P.* Elle déclenche le rut des Souris femelles castrées à la dose de 0,1 γ (1/10.000 mgr) en provoquant la transformation de l'épithélium

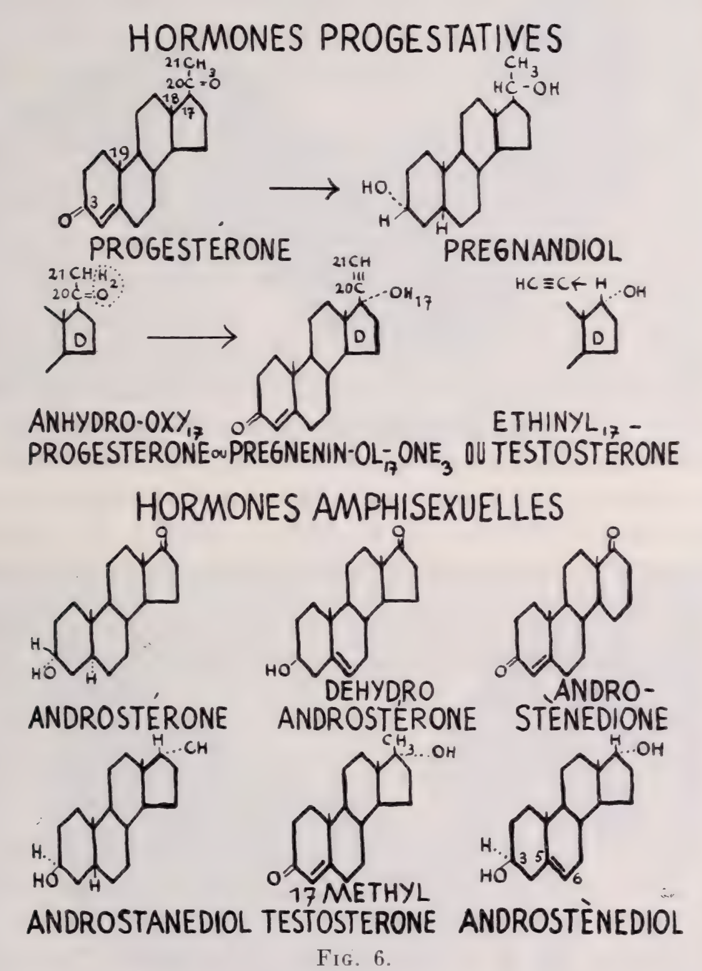


FIG. 6.

Principales hormones progestatives et hormones amphisexuelles.

unistratifié, simple, du vagin, en un édifice complexe, stratifié, kératinisé et muqueux: réaction œstrale (fig. 5).

Hormones progestatives (fig. 6). — La deuxième hormone génitale femelle extraite du corps, la progestérone, diffère passablement des hormones œstrogènes: elle possède 1 méthyle en 10 en plus, mais

n'a qu'une seule double liaison en 4-5; une courte chaîne latérale pregnane est rattachée en 17. Chose curieuse, elle ressemble beaucoup à l'hormone mâle et encore plus à l'hormone vitale de la corticosurrénale: la désoxycorticostérone; le remplacement d'un atome H du groupe méthyle CH_3 en 21 par un oxhydrile OH, transforme l'hormone progestative en hormone vitale ($CO\text{-}CH^2OH$ en 17).

La progestérone est réduite en pregnandiol inactif dans l'urine; c'est la seule véritable hormone progestative complète: elle permet la nidation de l'œuf fécondé dans le berceau utérin, conditionne la formation du placenta et maintient jusqu'au terme la gestation en synergie avec les œstrogènes (1 mgr actif sur la Lapine).

Parenté et spécificité des hormones. — Le degré de parenté des hormones génitales semble très grand en apparence. Mais il est souvent très difficile de passer *in vitro* de l'une à l'autre: la déméthylation en 10 et l'aromatisation du cycle A est obtenue avec une extrême difficulté. Les œstrogènes ont donc une constitution chimique spéciale, ce qui leur confère une haute spécificité d'action; et cependant, comme nous le verrons, de multiples corps possèdent l'action œstrale sans que le secret de la structure active *in vivo* n'ait été élucidé.

Ainsi, malgré l'apparente parenté, les hormones sexuelles ont une individualité chimique nette, ce qui correspond à leur genèse à partir de cellules différentes.

Genèse des hormones:

Hormone mâle: cellules interstitielles de Leydig du Testicule.
Œstrogènes: cellules théco-interstitielles de l'ovaire.
Progestérone: cellules de la granulosa édifiant le corps jaune ovarien.
Hormones corticales: cellules du cortex surrénalien.

Classiquement, on admet, pour toutes les hormones, une spécificité d'origine, de constitution, d'action.

Elles agissent sur des récepteurs spécifiquement sensibles à leurs actions. Nous verrons que de corrections il faudra apporter à cette conception trop simple.

Modes d'action des hormones. — Ovaire et testicule sécrètent soit des hormones stimulantes, à action positive, soit des chalones inhibitrices, à action négative: témoin le cas bien connu du démas-

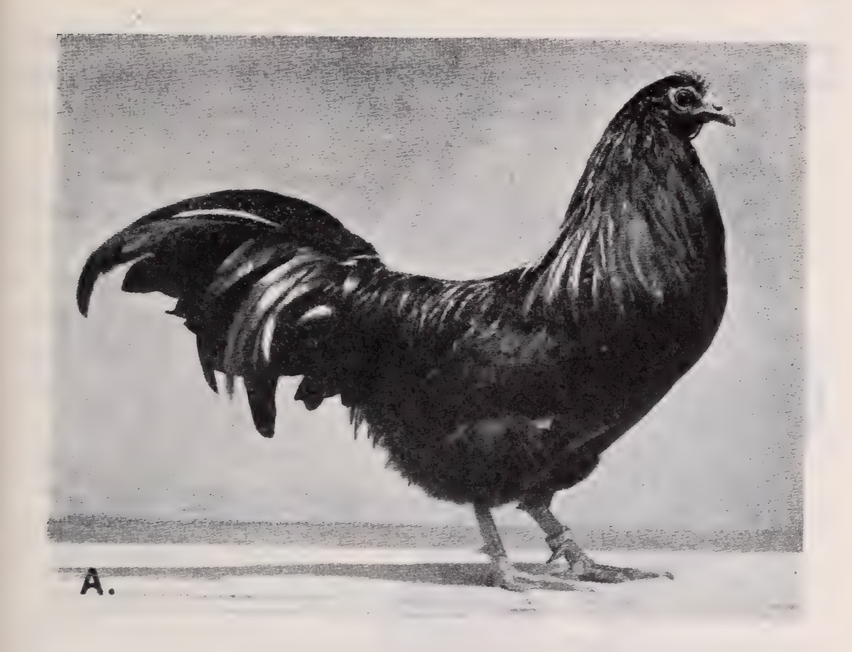




Fig. 7.

Chapon (A) et Chaponne (B).
Type neutre du plumage et des ergots (d'après Domm).[1]

quage d'un magnifique plumage de Chaponne après ovariotomie de la Poule, et, ce que l'on connaît moins, l'allongement remarquable des plumes du Chapon castré depuis trois ans (fig. 7 et 8).

De telles actions inhibitrices ont encore été signalées chez la larve de Triton femelle par DE BEAUMONT: la présence de l'ovaire supprime la crête dorsale, fait régresser la papille cloacale copulatrice, après la métamorphose, et empêche la coalescence des canaux collecteurs du rein, en évitant le raccourcissement terminal du canal de Wolff par dégénérescences cellulaires (fig. 10, page 487).



FIG. 8.
Chapon après 2 ans 8 mois de castration: allongement excessif des plumes en l'absence de testicule (d'après BENOÎT).

Tout récemment, WOLFF, chez l'embryon de Poulet, et JOST, chez l'embryon de Lapin, sont parvenus à supprimer en grande partie l'oviducte sous l'action d'une greffe testiculaire embryonnaire,ou par l'administration d'une hormone synthétique (fig. 14 p. 493).

L'action doit se faire sentir au cours d'une phase critique sensible, sinon c'est trop tard, et les ébauches sont stabilisées (WOLFF).

Les expériences de mécanique embryonnaire sexuelle ont bien mis en évidence, également, l'action inhibitrice de la médulla sur le cortex des gonades et vice versa. Il se forme des gonades abortives inhibées, puis, secondairement, une activation par la libération du territoire jusqu'alors inhibé (fig. 1).

C'est par le jeu combiné de ces actions positives et négatives que les hormones sexuelles procèdent au modelage du dimorphisme sexuel, et ceci dès la phase embryonnaire la plus reculée.

II. HISTOGENÈSE SEXUELLE CHEZ L'EMBRYON ET DIMORPHISME SEXUEL PRIMAIRE

Tout le dimorphisme sexuel, primaire et secondaire, semble être hormoniquement conditionné, et ne résulte pas de l'action directe des facteurs génétiques, comme l'affirme Moore en 1947.

J'ai discuté ailleurs [1] ce problème; qu'il me suffise de rappeler certains faits.

La masculinisation embryonnaire des free-martins, génisses jumelles à placenta fusionné avec celui d'un cojumeau mâle, celle des parabiontes expérimentaux de Batraciens, soudés côte à côte comme des frères siamois de sexe différent, celle que Humphrey obtient en greffant une ébauche présomptive de future gonade dans un hôte de sexe opposé, sont autant de preuves de l'existence de substances embryonnaires sexualisantes, transmissibles par voie humorale.

Humphrey, par exemple, greffe une future glande mâle (= ébauche minuscule) d'Amblystome tigré sur embryon d'Axolotl femelle albinos (fig. 9). Le greffon se différencie en testicule, inhibe le développement du cortex ovarien de l'hôte femelle, puis, par activation médullaire secondaire, induit dans cet ovaire la formation de nodules testiculaires actifs ce qui entraîne la masculinisation complète de la femelle. Prélevant après coup le greffon qui a provoqué cette inversion sexuelle, Humphrey obtient la transformation de l'ovaire en un testoïde spermatogène, et désormais ce faux mâle pourra féconder une vraie femelle; il engendre avec elle une descendance insolite, composée de trois fois plus de femelles que de mâles:

$$\frac{XY \times XY}{XX : \underbrace{2\,XY : YY}_{3\,♀}} \quad 1\,♂$$

[1] Conférence à l'assemblée annuelle de la Société de Physique et d'Histoire naturelle de Genève, 6 novembre 1947.

Cette expérience cruciale montre qu'une petite ébauche embryonnaire génitale a pu opérer une masculinisation intégrale de tout un organisme femelle, malgré sa constitution génétique. Il y a

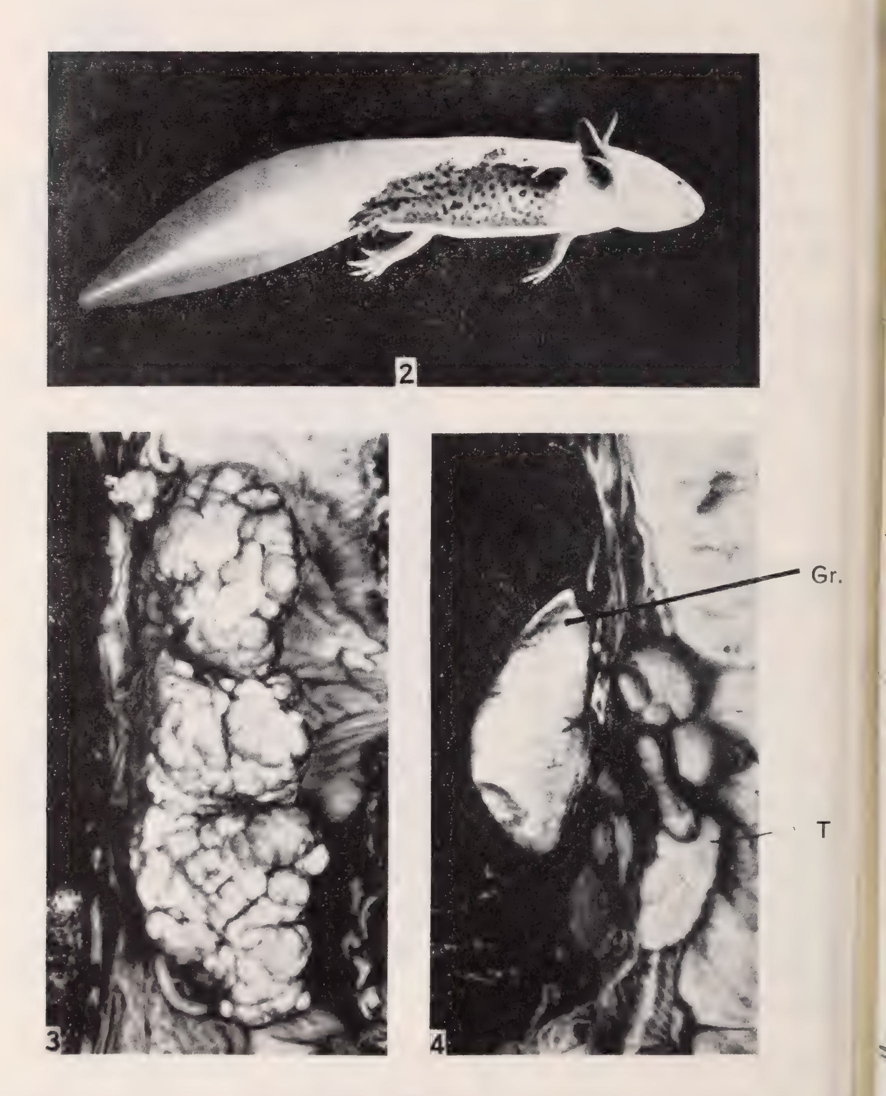


Fig. 9.

Expérience de greffe d'ébauche de gonade d'*Amblystome* tigré sur hôte Axolotl albinos femelle (Humphrey 1943). 3: ovotestis induit T, 4e année; 4: un autre cas avec le testicule inducteur Gr, avant son ablation, à l'âge de 1 an. Gr = greffe; T = testoïde induit.

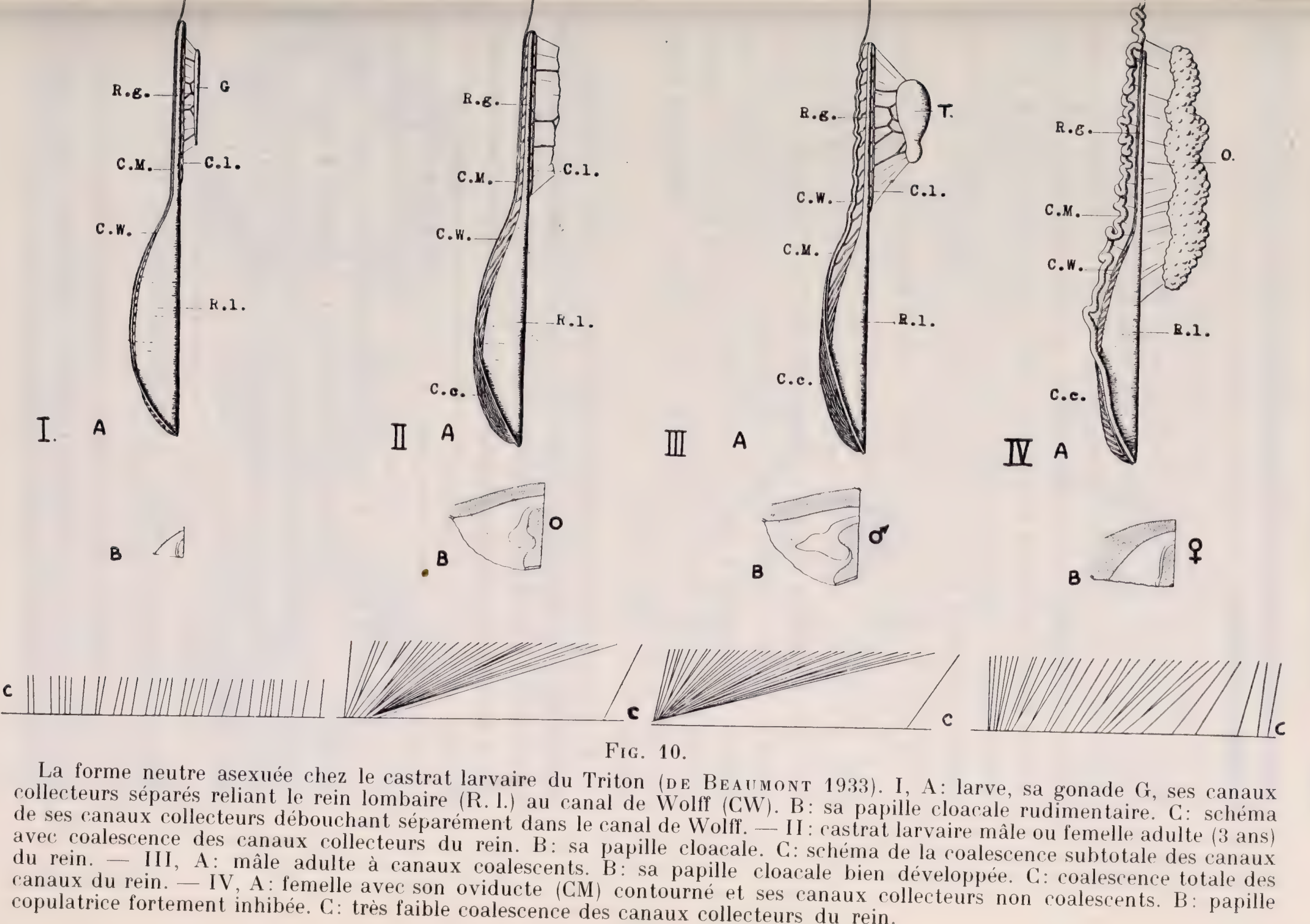


Fig. 10.

La forme neutre asexuée chez le castrat larvaire du Triton (de Beaumont 1933). I, A: larve, sa gonade G, ses canaux collecteurs séparés reliant le rein lombaire (R. l.) au canal de Wolff (CW). B: sa papille cloacale rudimentaire. C: schéma de ses canaux collecteurs débouchant séparément dans le canal de Wolff. — II: castrat larvaire mâle ou femelle adulte (3 ans) avec coalescence des canaux collecteurs du rein. B: sa papille cloacale. C: schéma de la coalescence subtotale des canaux du rein. — III, A: mâle adulte à canaux coalescents. B: sa papille cloacale bien développée. C: coalescence totale des canaux du rein. — IV, A: femelle avec son oviducte (CM) contourné et ses canaux collecteurs non coalescents. B: papille copulatrice fortement inhibée. C: très faible coalescence des canaux collecteurs du rein.

donc bien une action sexualisante dans l'ébauche embryonnaire de la glande génitale.

Castration larvaire. — S'il en est ainsi, sa suppression précoce doit aboutir à la réalisation de la *forme neutre asexuée* postulée par Pézard. C'est ce qu'a démontré dès 1933 de Beaumont, dans des expériences de castration larvaire du Triton et qui sont restées trop peu connues. Cet auteur obtient, au bout de trois ans, un type neutre indiscernable à partir des deux sexes, muni d'une petite crête dorsale, d'une papille cloacale moyenne, de trois sortes de glandes cloacales inactives et d'un appareil uro-génital uniforme, à canaux collecteurs du rein coalescents (fig. 10).

Chose curieuse, ce type neutre, très différent du type larvaire et de celui de la femelle adulte, ressemble étrangement, à l'activité près, à celui des mâles. Le testicule ne fait que renforcer et déclencher des sécrétions dans ces dispositifs que le type neutre acquiert en son absence. Celui-ci se « masculinise » en quelque sorte en partie. La présence de l'ovaire empêche la réalisation de cette coalescence des canaux de l'appareil uro-génital larvaire et exerce, de plus, comme nous l'avons vu, des actions inhibitrices sur le cloaque et la crête dorsale.

Castration embryonnaire de l'Opossum. — Des recherches sur l'Opossum paraissaient remettre en question tous les résultats précédemment acquis sur le Triton. Moore (1943) a réussi le tour de force de castrer de tout jeunes embryons de ce Marsupial, mesurant 4,5 cm. et âgés de vingt jours, c'est-à-dire une semaine après leur arrivée dans la poche marsupiale. La mère étant endormie, Moore glisse une microtable d'opération sous l'embryon non anesthésié et qui continue à têter la mère, en le fixant au moyen de bandes de leucoplaste sur son support. L'ablation des gonades avec une partie du mésonephros se fait par deux laparatomies dorso-latérales et les plaies sont recousues et collodionnées. Malgré une mortalité élevée, trente opérés survivent de 50 à 140 jours (fig. 11).

Au moment de l'opération les gonades sont déjà différenciées dans les deux sexes, mais il y a encore un double système de gonoductes wolffiens et müllériens.

Or la différenciation sexuelle se poursuit tranquillement chez ces castrats des deux sexes en l'absence de gonades. Tractus génital, prostate et pénis du mâle se différencient et grossissent tandis que

régresse son système müllérien (fig. 12). Chez les femelles, trompes, cornes utérines, canaux vaginaux latéraux et sinus urogénital

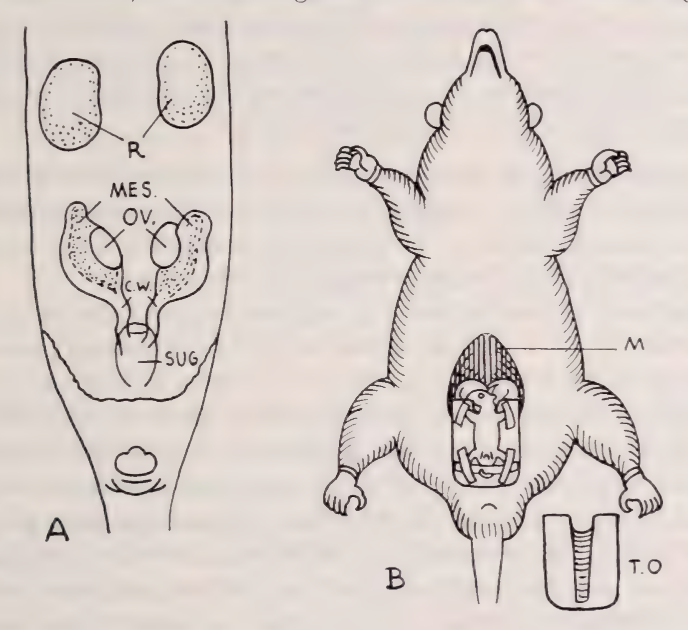


Fig. 11.
Castration embryonnaire de l'Opossum dans la poche marsupiale.
A gauche: l'appareil urogénital de l'embryon à l'âge de 20 jours; à droite: microtable d'opération (TO) et petit embryon fixé sur la table dans le marsupium (M) (d'après Moore 1947).

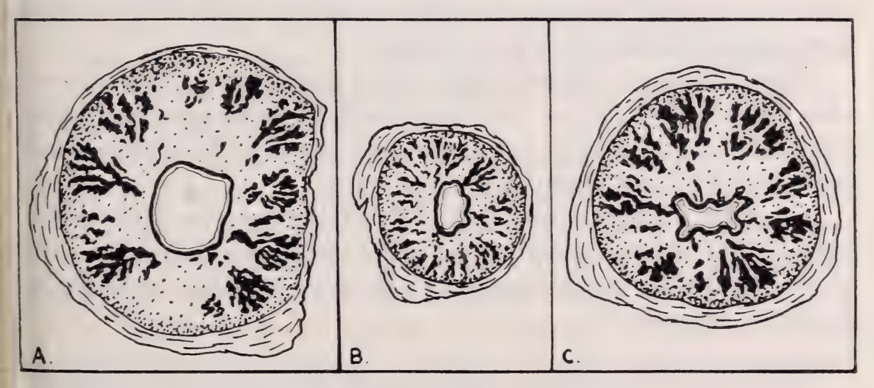


Fig. 12.
Schéma de coupes de prostates de trois embryons d'Opossum frères, autopsiés à l'âge de 102 jours.
B: de témoin non opéré; A et C: de castrats opérés à l'âge de 30 jours (d'après Moore). Développement normal en l'absence de testicule.

évoluent tandis que disparaissent les canaux de Wolff. Cette histogenèse sexuelle paraît donc entièrement autonome, comme c'est le cas chez les Insectes castrés. Elle se poursuit jusqu'au centième jour, date de l'entrée en action de l'hypophyse, ce grand régulateur endocrinien. Désormais les castrats présentent un retard d'évolution par rapport aux frères et aux sœurs témoins.

Sensibilité précoce des récepteurs. — Les récepteurs sont cependant très précocement sensibles aux hormones génitales, artificiellement introduites (Moore, Burns); par conséquent s'il y en avait chez l'embryon, ils devraient réagir à la castration.

D'ailleurs, affirme Moore, l'hypophyse ne fonctionne qu'à partir du centième jour, et des injections de gonadostimulines (sérum de jument gravide) n'agissent qu'à partir de cette époque sur l'Opossum. Ceci n'est pas exact, puisque Rubin, élève de Moore, note une très nette stimulation des glandes de Cowper des embryons mâles dès le dix-septième jour sous l'action des injections; le testicule est donc déjà capable de réagir aux gonadostimulines dès cette époque cruciale. Si la castration n'altère pas l'évolution des glandes de Cowper jusqu'au centième jour, on peut se demander, comme pour les autres récepteurs, s'il n'y a pas un autre facteur androgène extra-gonadique qui entre en jeu: nous y reviendrons.

Conclusions. — Moore conclut que les hormones génitales n'exercent aucune influence sur l'histogenèse sexuelle primaire. Ce sont les facteurs génétiques, chromosomiques, qui interviennent directement, comme chez les Insectes.

Ainsi Moore, le champion de l'action morphogène des hormones chez l'adulte, s'est incliné devant les résultats négatifs de ses propres expériences et est revenu à la conception ancienne du déterminisme génétique du dimorphisme sexuel primaire.

Comment concilier ceci avec les résultats de de Beaumont, avec le cas du free-martin, des parabiontes de Batraciens, des greffes d'ébauches embryonnaires de Humphrey ? Jost nous donne la clef du mystère [1].

---

[1] Je saisis cette occasion pour exprimer mon admiration pour la magnifique œuvre que les savants de France ont su édifier au cours des dures années de la guerre. Ces recherches ont jeté une vive lumière sur l'histogenèse et l'endocrinologie sexuelles. Citons les travaux de Raynaud, de Gallien, de Jolly, de Tuchmann-Duplessis, mais surtout ceux de l'école de Strasbourg, de cette admirable école de Bouin et d'Ancel: ceux de Robert Courrier, de Jacques

Expériences de castration embryonnaire du Lapin (Jost 1946-1948).

Etendant les expériences de de Beaumont aux Mammifères, Jost castre des embryons de Lapin *in utero* entre le dix-neuvième et le vingt-troisième jour de la gestation (de trente-deux jours) par une technique encore plus subtile que celle de Moore, puisqu'il s'agit d'une césarienne, et qu'il doit éviter l'avortement malgré le traumatisme utérin. Un ou plusieurs petits embryons de 2 cm 1/2 sont opérés par portée, après avoir ouvert la mère, son utérus et l'amnios fœtal. 66 embryons survivent sur 117 opérés.

Au dix-neuvième jour, les gonades sont déjà différenciées, mais les gonoductes n'ont pas encore atteint le sinus et la prostate n'est pas encore apparue. Le fait fondamental mis en lumière par Jost c'est la nécessité d'opérer à un stade critique de détermination des ébauches, phase au cours de laquelle la castration et l'hypophysectomie (par décapitation simple des embryons) ont un effet des plus nets sur la différenciation sexuelle primaire. Après le vingt-troisième jour, la castration n'a plus aucun effet si ce n'est un simple ralentissement de l'évolution, exactement comme dans les expériences de Moore: gonades, gonoductes, glandes annexes (fig. 13, F) se développent conformément au sexe, tandis que les conduits hétérologues régressent. Les ébauches sont désormais « stabilisées » (Wolff, Burns).

Entre le vingtième et le vingt-deuxième jour, la castration a un effet d'autant plus net qu'elle est plus précoce, mais pour atteindre l'effet total, il faut agir dès le dix-neuvième jour; non seulement il n'y aura plus évolution du tractus mâle, mais tout le système wolffien régresse, disparaît et la prostate fera complètement défaut comme chez les femelles (fig. 13 A).

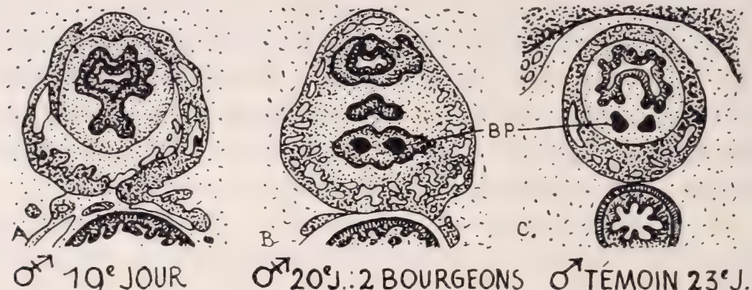
L'effet est moins net chez les embryons femelles castrés, et Jost estime qu'il faudra encore opérer plus précocement, si possible.

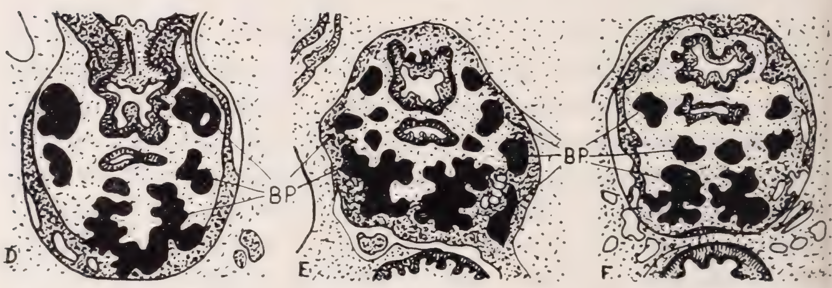
La castration unilatérale ou la greffe testiculaire embryonnaire ou encore l'implantation d'un cristal d'androgène, par contre, permet une différenciation mâle normale (fig. 13, D et E).

Le testicule greffé sur femelle fait régresser en partie son canal de Muller et les androgènes en cristaux en sont aussi partiellement capables (fig. 14).

Benoît, de Klein, de Wolff, ici présent. Mais c'est au plus jeune de cette phalange, Albert Jost, que va ma reconnaissance parce qu'il a réintégré le déterminisme de la différenciation sexuelle primaire dans un cadre normal.

CASTRATION EMBRYONNAIRE DU LAPIN IN UTERO
A. JOST 1947-48
PROSTATES





TUBERCULES GÉNITAUX



Fig. 13.

Castration embryonnaire de l'embryon de Lapin *in utero* (d'après Jost). Schéma des bourgeons prostatiques (BP) bourgeonnés ou non par le sinus Leur absence chez le castrat du 19e jour (A), leur développement complet chez un castrat du 23e jour (F), chez l'animal castré unilatéralement (D) ou ayant reçu une implantation d'hormone mâle en même temps que la castration (E).

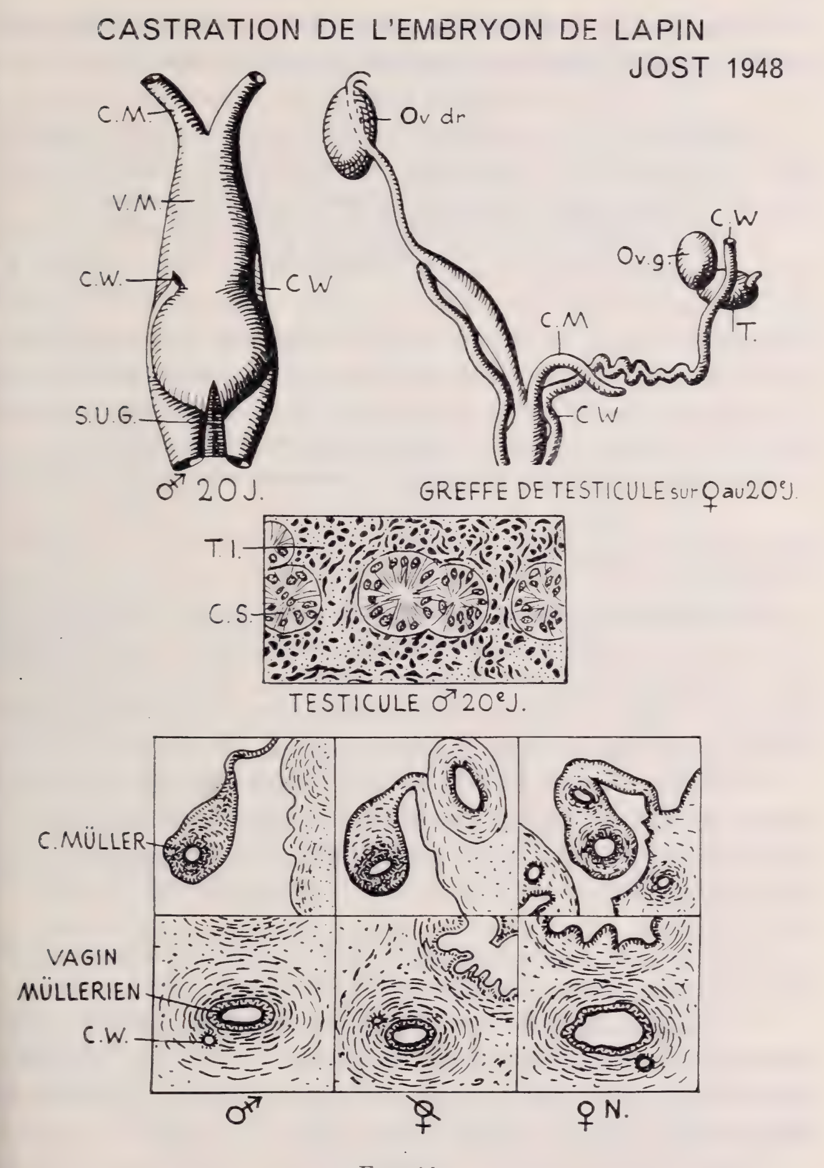


Fig. 14.

Appareils génitaux d'embryons mâles de Lapin castrés au 20e jour (d'après Jost 1948).

Féminisation paradoxale avec développement des canaux de Müller et du vagin müllérien, et régression des canaux de Wolff. Régression asymétrique des canaux de Muller chez une femelle à greffe testiculaire (T) et état du testicule normal d'ün embryon mâle à l'âge de 20 jours: tissu interstitiel actif (TI).

Après le vingt-troisième jour, la greffe ne parvient plus à stabiliser le système wolffien ni à inhiber le système müllérien.

Conclusion. — On peut donc conclure que le testicule embryonnaire, et peut-être l'ovaire, sont responsables de la différenciation sexuelle à une phase critique de détermination des ébauches.

Si Moore n'a pas observé ce fait, c'est qu'il a opéré trop tardivement, après le stade critique probablement. L'apparition des gonoductes, leur première différenciation, la formation de la prostate ont lieu entre le dixième et le dix-septième jour chez l'Opossum et la castration n'a été effectuée que le vingtième jour. En ce qui concerne le Lapin, par contre, Jost a opéré au moment précis de la phase critique de détermination de ces ébauches.

Mais Jost a obtenu, de plus, un nouveau et singulier résultat :

Féminisation paradoxale.

Non seulement ses embryons mâles subissent la régression de tout leur tractus génital, mais encore ils présentent la persistance et le développement du système müllérien qui se différencie en trompes, cornes utérines, utérus, suivi d'un canal urétro-vaginal et d'un tubercule de type hypospade inhibé, femelle (fig. 14 et 13).

Cette féminisation paradoxale par simple castration embryonnaire, est-elle la simple résultante d'une *autodifférenciation* du système müllérien non inhibé après suppression du testicule, ce qui concorderait avec la faible action de la castration femelle observée jusqu'ici ?

Pourquoi le système wolffien ne se développe-t-il pas chez l'embryon femelle castré ? L'intervention a-t-elle été trop tardive ?

Y a-t-il des potentialités différentes des deux séries de gonoductes avec autodifférentiation seulement du système müllérien, lorsqu'il n'est pas inhibé ? Que donnerait la greffe ovarienne sur mâle castré ? Autant de questions qui restent à résoudre.

C'est ici le lieu de faire quelques rapprochements :

La féminisation paradoxale de l'embryon mâle castré de Lapin, et la masculinisation partielle du castrat larvaire du Triton me paraissent devoir relever d'un mécanisme commun.

N'existe-t-il pas dans l'organisme une autre source d'hormones génitales qui pourrait intervenir dans l'histogenès sexuelle ?

Cette suggestion, que j'ai communiquée à Jost, ne paraît pas le satisfaire et elle n'est du reste pas encore prouvée. Cependant je pense qu'elle mérite un examen approfondi.

III. ROLE DE LA CORTICOSURRÉNALE DANS L'HISTOGENÈSE SEXUELLE

Depuis les travaux de Howard, de Deanesley, etc., on connaît l'existence d'une zone X périmédullaire, facilement et intensément colorable par certaines méthodes, dans la surrénale des Souris et des Rats. Formée le dix-septième jour, elle régresse chez les mâles le quarantième jour, chez les femelles au cours des gestations successives. Elle persiste chez les castrats juvéniles (fig. 15).

Price, dans le laboratoire de Moore, observe la différenciation précoce complète de la prostate des jeunes Rats entre le dix-septième et le vingtième jour avec formation de la zone claire caractéristique, soixante jours avant la puberté testiculaire (1936).

Or, la castration des rats juvéniles permet la poursuite de l'histogenèse de la prostate et des vésicules séminales jusqu'au quarantième jour, après quoi il y a régression de ces caractères sexuels (Price, Howard).

Pratiquée après cette époque, la castration provoque la régression immédiate de la prostate, comme chez l'adulte.

Greffant des récepteurs mâles (vésicules séminales, prostate) sur hôtes d'âges différents castrés ou non, Price explore « l'état sexuel » de ses sujets et met ainsi en évidence un pouvoir androgène très net chez les castrats (1941). Il était dès lors logique de penser à une fonction andromimétique de la zone X surrénalienne.

Burrill et Greene (1939) en apportèrent la preuve en réussissant la double opération de la castration et de la surrénalectomie, pratiquée à l'âge de seize jours: aussitôt, toute l'histogenèse sexuelle s'arrête net.

Davidson et Moon, dès 1936, par contre, l'accélèrent en injectant des extraits hypophysaires corticotropes à des castrats pourvus de leurs surrénales.

La vicariance des testicules par la surrénale était ainsi prouvée.

Chez l'Homme, les Singes anthropoïdes et le Porc, une zone X

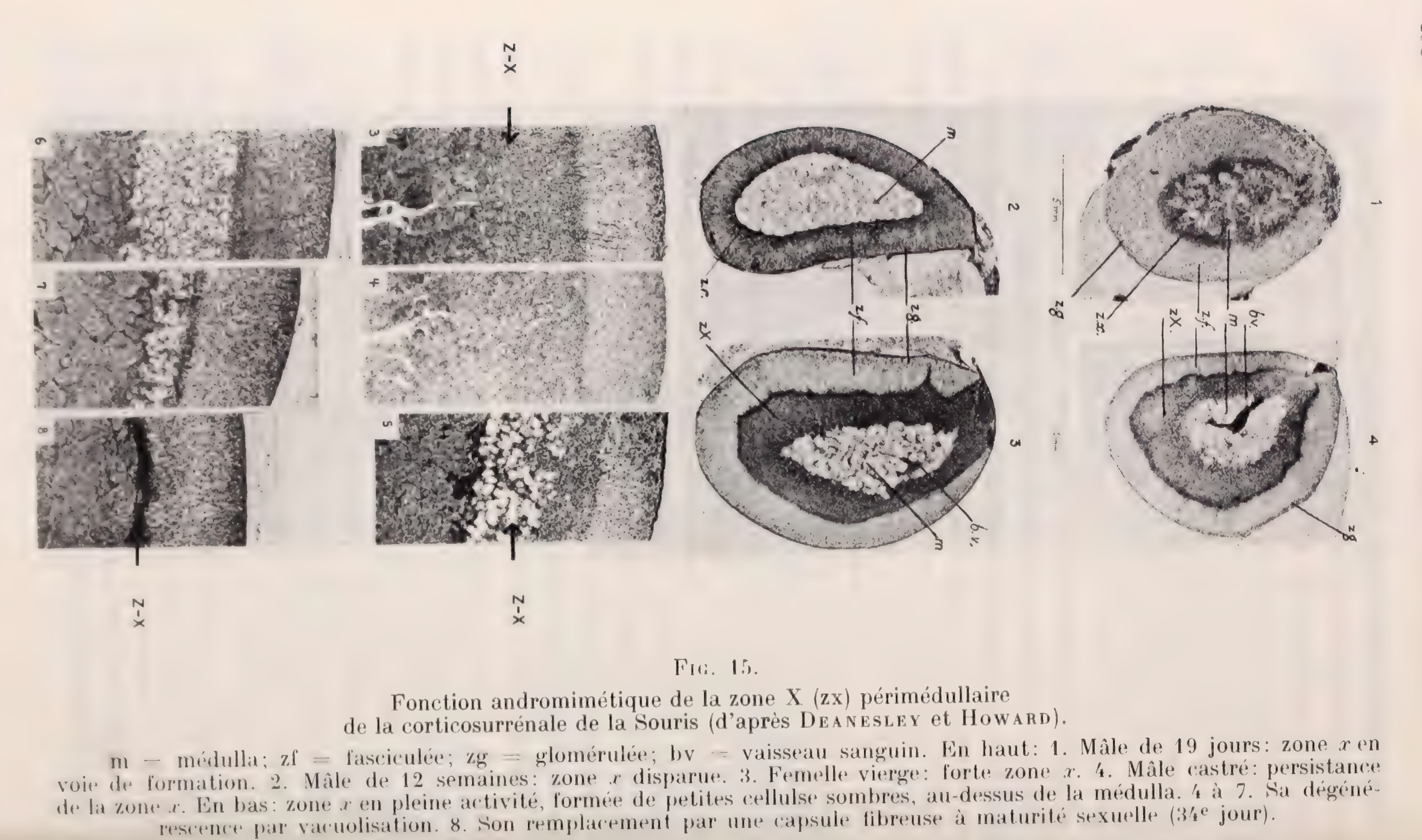


Fig. 15.

Fonction andromimétique de la zone X (zx) périmédullaire de la corticosurrénale de la Souris (d'après Deanesley et Howard).

m = médulla; zf = fasciculée; zg = glomérulée; bv = vaisseau sanguin. En haut: 1. Mâle de 19 jours: zone *x* en voie de formation. 2. Mâle de 12 semaines: zone *x* disparue. 3. Femelle vierge: forte zone *x*. 4. Mâle castré: persistance de la zone *x*. En bas: zone *x* en pleine activité, formée de petites cellulse sombres, au-dessus de la médulla. 4 à 7. Sa dégénérescence par vacuolisation. 8. Son remplacement par une capsule fibreuse à maturité sexuelle (34[e] jour).

fœtale existe dès le sixième mois et ne régresse qu'après la naissance.

En pathologie, on connaît bien le cas de virilisme tumoral où des tumeurs de la corticosurrénale entraînent chez des fillettes ou des femmes ménopausiques le développement d'un organe péniforme, l'hirsutisme, la baisse de la voix. Les mêmes tumeurs provoquent la puberté isosexuelle précoce des garçonnets. On connaît également chez les hommes des tumeurs corticales féminisantes (gynécomastie).

Dans tous les cas, l'excrétion des dix-sept céto-stéroïdes androgènes est exagérée dans l'urine et disparaît après ablation de la tumeur et régression du virilisme.

Les cas extrêmes de LUKENS-PALMER (1940) sont dus à des tumeurs fœtales qui peuvent aboutir à un pseudohermaphroditisme très poussé, en l'absence de testicules, et en présence d'ovaires normaux. Ces derniers sont accompagnés de trompes et d'un utérus, tandis que l'urètre, la prostate, le pénis (hypospade), la pilosité, la taille, la carrure, la voix se sont entièrement masculinisés.

Dans tous ces cas, mais aussi dans l'urine de sujets normaux, on a décelé des androgènes en excès ou en petites quantités, et aussi des œstrogènes:

Adrénostérone, transdéhydroandrostérone, autres androgènes saturés moins actifs — androstènediol — œstrone — progestérone (fig. 3, 4 et 5).

L'urine des castrats reste androgène dans les deux sexes: eunuques, chevaux hongres, bœufs, zèbres, génisses castrées.

Les chimistes ont isolé des androgènes de la corticosurrénale.

La glande surrénale, même normale, est donc un réservoir d'hormones sexuelles.

Cette action andro- et gynomimétique de la surrénale, variable selon les espèces et l'époque de la vie, est particulièrement accusée au cours de la vie fœtale des Primates et postnatale chez les Rongeurs, étudiés à ce point de vue.

Le développement pourra donc être influencé par des hormones de constitution analogue ou voisine de celle des hormones génitales, originaires de la corticosurrénale.

Ne pourrait-on pas, dès lors, penser à une intervention de celles-ci dans l'histogenèse des castrats embryonnaires ? La féminisation et la masculinisation paradoxale des embryons de Lapin et de

Triton gonadectomisés, ne relèverait-elle pas d'un mécanisme de cet ordre ? La surrénale fœtale serait-elle androgène chez le Triton, gynogène chez l'embryon de Lapin ? L'avenir nous l'apprendra. La contre-épreuve de la surrénalectomie embryonnaire s'impose. Cette expérience, tentée jusqu'ici seulement chez le Rat par Wells (1946), a été pratiquée trop tardivement et les résultats sont trop partiels.

A mon avis, toute l'histogenèse et la physiologie sexuelle devra être remise sur le chantier en tenant compte de la double expérimentation de base: castration + surrénalectomie, complétée encore par l'hypophysectomie.

Chez l'adulte, on commence à en connaître les effets en ce qui concerne le développement mammaire et l'évolution des glandes préputiales, prostatiques et salivaires chez les Rongeurs et chez le Triton: ces glandes ne régressent complètement qu'après la double ou la triple intervention.

Nous pouvons admettre, jusqu'à nouvel avis, que l'histogenèse génitale ainsi que le maintien du dimorphisme sexuel complet résulte de l'action d'hormones sexuelles, sécrétées simultanément ou successivement par les gonades et par la corticosurrénale, sous contrôle hypophysaire, et ceci par une synergie harmonieuse des trois glandes complémentaires.

Nous pouvons, et nous devons désormais tenir compte de la triade endocrinienne: gonades-surrénale-hypophyse, dans l'interprétation des actions paradoxales.

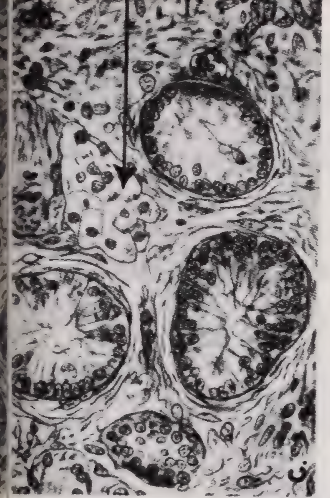
IV. ACTIONS PARADOXALES DES GONADES ADULTES

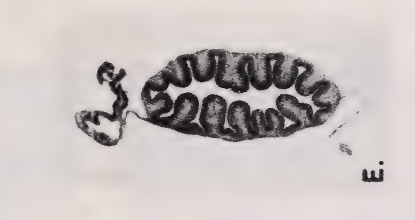
A. Féminisation par le testicule.

I. La *Poule ovariotomisée à gauche* se transforme en faux coq: la gonade droite minuscule et abortive, territoire médullaire, libéré de l'inhibition corticale après ablation de l'unique ovaire gauche, se développe en un testoïde, ce qui masculinise l'animal.

Mais, au bout de deux à quatre ans, cette Poule, après les phases initiales de castrat, puis de faux mâle (fig. 16 A), se reféminise après coup (Benoît, Domm, etc.): il y a retour au plumage inhibé femelle et développement des oviductes: phase hermaphrodite (fig. 16 B).









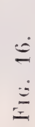




Fig. 16.

Masculinisation, puis retour au type femelle du plumage et de l'oviducte, chez la Poule ovariotomisée à gauche.

A: phase mâle; B: phase hermaphrodite; C: testoïde gauche à îlot de cellules claires (flèche) et canalicules séminifères régénérés à la place de l'ovaire enlevé; D: oviducte hypertrophié en sécrétion; E: oviducte régressé pendant la première phase de castration (d'après Domm et Benoît).

Ceci est dû, comme Benoît l'a montré, à l'existence de régénérats à la place de l'ovaire gauche enlevé, régénérats qui ont le type testiculaire, mais à cellules endocrines d'origine corticale, femelle (fig. 16 C). Leur ablation, ou leur inexistence, supprime cette féminisation secondaire.

Ainsi, une glande, d'origine ovarienne, mais d'aspect testiculaire, peut fonctionner dans le sens endocrinien femelle.

II. Des cas nombreux de *pseudohermaphrodites paradoxaux* ont été signalés chez la femme: les sujets sont normaux mais ont des ovaires remplacés par des testicules d'aspect cryptorchide (Chapple, 1937, etc.). On connaît des cas semblables chez des Porcs, Chèvres et une Musaraigne.

Il est probable qu'à l'état embryonnaire ces sujets ont eu un ovaire au moment de la phase critique de stabilisation des ébauches, puis un ovotestis qui s'est progressivement et tardivement transformé en testoïde.

III. Certaines tumeurs du testicule *(séminomes)* exercent une action féminisante se traduisant par la gynécomastie, mais on sait que les androgènes purs agissent aussi sur l'appareil mammaire.

IV. Dans certaines espèces, le *testicule greffé* agit sur l'oviducte des Poules, des Lézards, des Tritons (de Beaumont, Adams, etc.).

V. Sur *embryons* de Poissons, Urodèles, Reptiles, Oiseaux, on obtient facilement le même effet paradoxal de l'hormone mâle injectée sur l'oviducte femelle. Le cas de l'Opossum sur lequel nous reviendrons en est une illustration extrême.

VI. Enfin on a extrait du testicule normal, des quantités variables mais appréciables d'œstrogènes non chimiquement définis.

1	U. R.	par	16 gr	Testicule	de Porc
1	»	»	32 gr	»	d'étalon
1	»	»	65 gr	»	de Taureau

Le testicule de Porc est particulièrement féminisant; n'oublions pas que l'urine des castrats de ces espèces l'est aussi: la majeure partie de son activité œstrogène vient de la surrénale, non du testicule.

Conclusions. — L'action féminisante du testicule normal n'a été mise en évidence que par l'extraction de substances œstrogènes impures dans certaines espèces seulement, en en quantités variables.

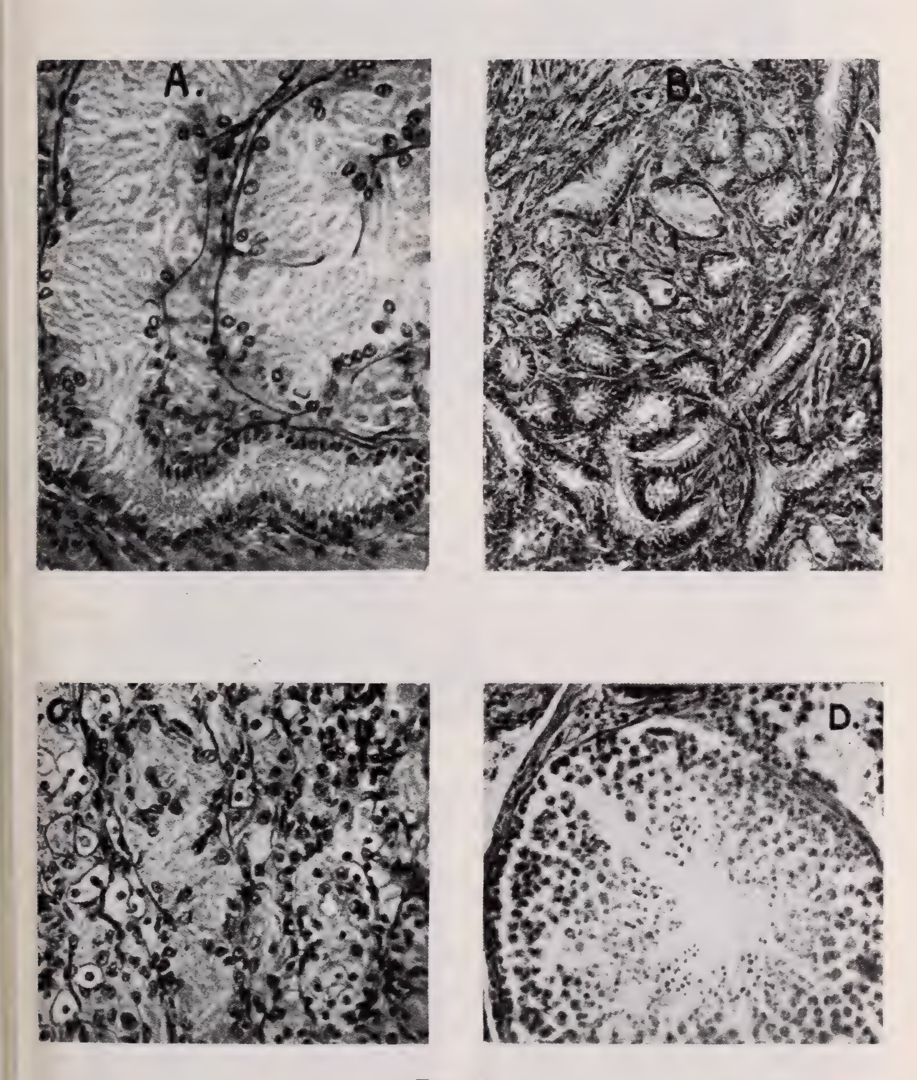


Fig. 17.

Testoïde droit chez la Poule masculinisée par ovariotomie gauche; activation de la gonade droite, territoire médullaire (d'après Padoa).

A: canalicules séminifères de type sertolinien; B: canalicules de type embryonnaire ou sertolinien; C: genèse de cellules claires (c. i. ♀); D: canalicule spermatogène (rare).

Ce pouvoir existe dans les testoïdes d'origine ovarienne, dans les tumeurs et greffes testiculaires, dans les testicules séniles: donc dans des conditions anormales, pathologiques.

B. L'ovaire sécrète-t-il des androgènes ?

La masculinisation paradoxale par les ovaires est un phénomène fréquent, mais, chose curieuse, on n'a pas extrait de l'ovaire normal des androgènes, et l'œstrone et l'œstradiol ne sont pas masculinisantes à doses fortes sur la crête des Chapons.

I. Les *testoïdes* d'origine ovarienne médullaire sécrètent incontestablement des androgènes qui masculinisent les femelles.

Gonade droite activée de la Poule (fig. 17); testoïdes de Freemartin de Mammifères ou de parabiontes de Batraciens; gonades femelles embryonnaires masculinisées par greffes d'ébauches testiculaires ou par injections d'hormones androgènes de synthèse dans toute la série des Vertébrés, des Poissons aux Oiseaux inclus.

II. Toutes les fois que l'on trouble, chez la femelle adulte, l'équilibre hypophyse-ovaire-surrénale, on provoque une *dysfonction ovarienne accompagnée de virilisme.*

Ce phénomène a été particulièrement étudié dans notre laboratoire depuis que j'ai découvert, en 1932, la masculinisation de Cobayes femelles adultes par des traitements gonadotropes. L'école viennoise (Steinach), chilienne (Lipschütz), anglaise (Parkes, Hill, Deanesley) et américaine (Papanicolaou, Bradbury) ont confirmé ces faits le plus souvent en ignorant nos recherches.

Dans ces cas, on observe chez les femelles adultes la transformation du clitoris en un organe péniforme muni de crochets et d'odontoïdes caractéristiques, ainsi que l'apparition d'instincts mâles.

Les ovaires sont alors kystiques ou lutéinisés, mais, contrairement à ce que Steinach a prétendu, c'est l'état de *pseudolutéinisation thécointerstitielle* qui est caractéristique. Les vrais corps jaunes sont inactifs au point de vue androgène, de même que la progestérone cristallisée pure[1] (Courrier). Les extraits de corps jaune préparés par Steinach étaient certainement impurs et masculinisants.

---

[1] Sauf à très fortes doses.

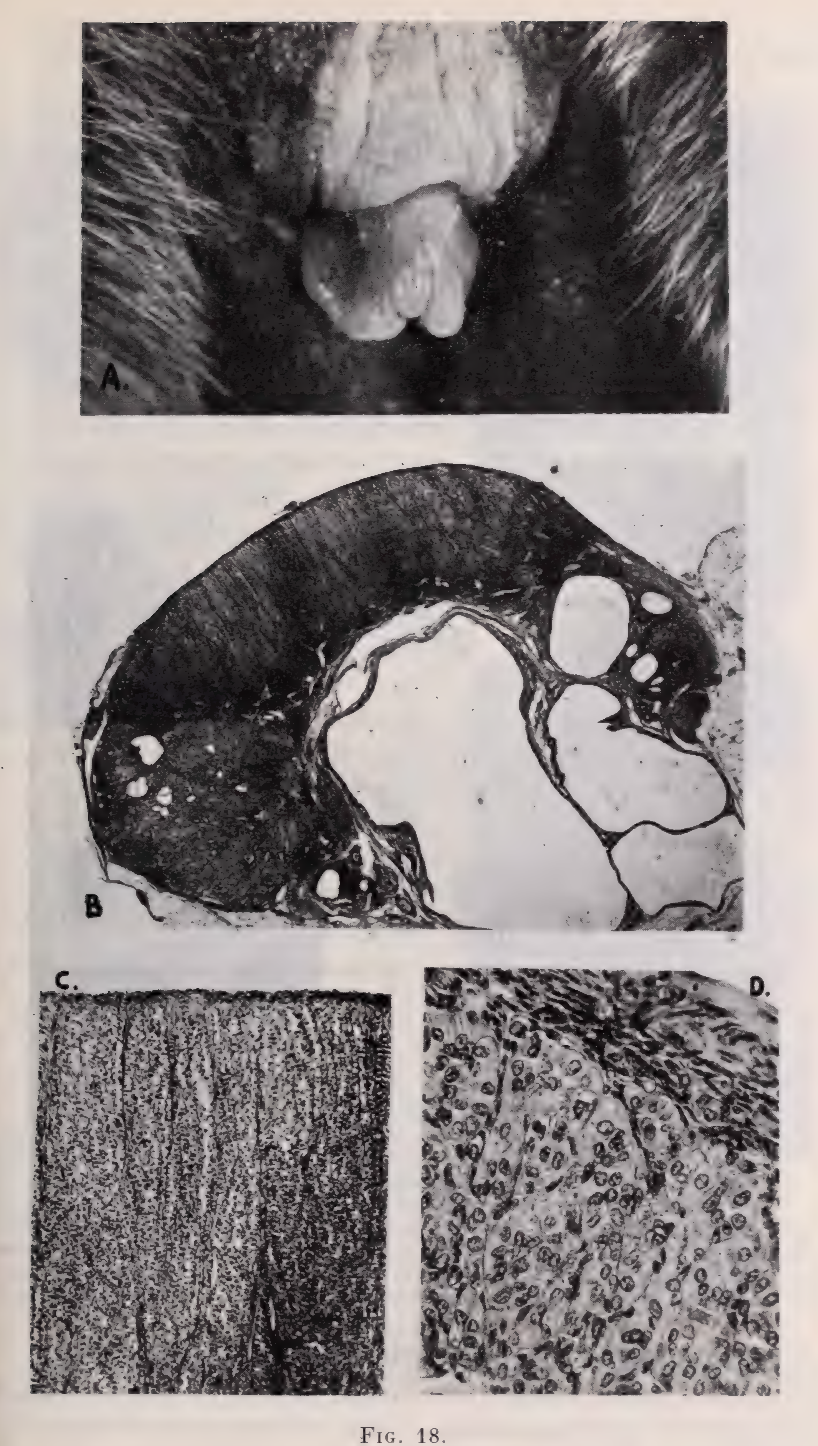


Fig. 18.

Masculinisation du clitoris de Cobaye hybride d'espèces:
(Cavia cobaya × c. aperea) (d'après Guyénot et Duszinska Vietrzikowska).

A: corps caverneux clitoridiens hypertrophiés, munis d'odontoïdes, faisant saillie hors du prépuce; B: ovaire kystique et « lutéinisé », un corps jaune régressé à gauche; C et D: tissu « pseudolutéinique » (surrénale aberrante ?) de cet ovaire.

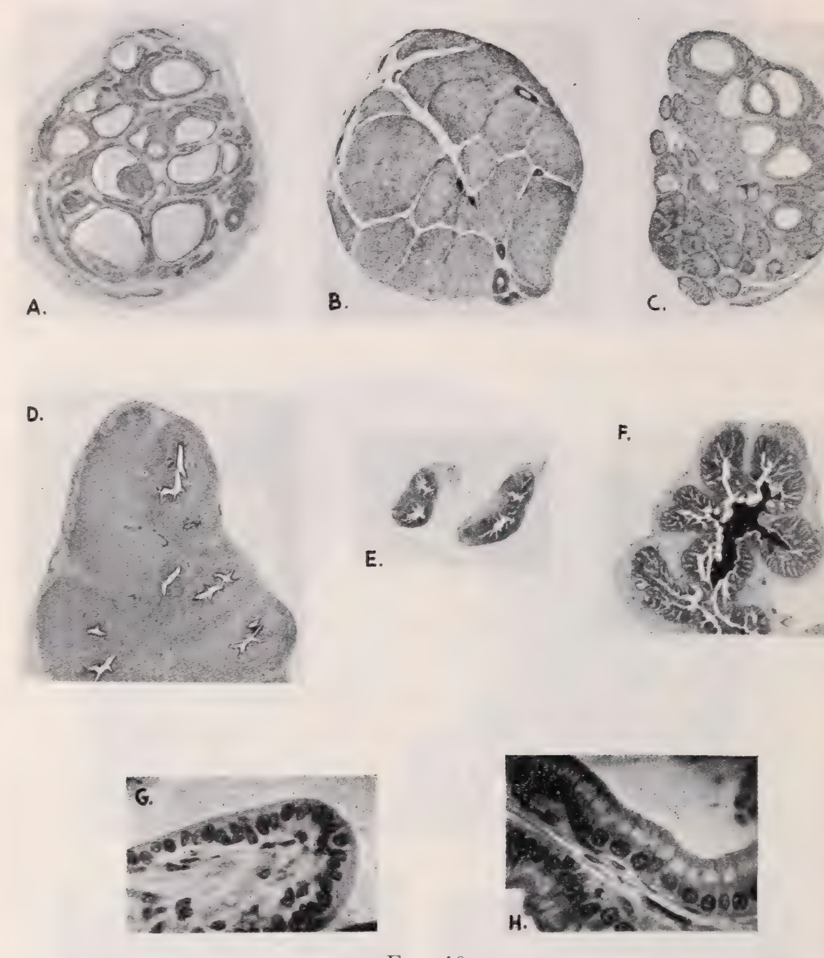


FIG. 19.
Virilisation par greffe ovarienne dans l'oreille de Rats mâles castrés (d'après DEANESLEY).

A: greffe non masculinisante à gros follicules; B: idem, à nombreux corps jaunes vrais; C: greffon masculinisant pseudolutéinisé; D: fibrose des vésicules séminales hypertrophiées chez le castrat porteur d'une greffe du type A; E: vésicules de type castrat pur chez un hôte à greffon de type B; F: vésicule séminale en sécrétion active chez les castrats à greffe masculinisante C; H: prostate ventrale à zone claire supranucléaire et cellules hautes en cas de masculinisation; G: prostate ventrale inactive, régressée chez les castrats ou chez les porteurs de greffes ovariennes de types A et B.

Je ne ferai qu'énumérer les prin-cipaux cas possibles:

1) *Ovariotomie subtotale* avec rut permanent, prolongé et ovaires kystiques ou pseudo-lutéinisés: Cobayes (LIPSCHÜTZ-PONSE).

2. Ovaires kystiques ou pseudolutéinisés chez des femelles de Cobayes stériles ou *hybrides d'espèces* (Guyénot-Wietrzikowska). Dans ce dernier cas la structure rappelle étrangement le cortex surrénalien (fig. 18). Or Groat (1943) vient de découvrir le développement de surrénales aberrantes intraovariennes chez les Ecureuils surrénalectomisés. Il se pourrait qu'on se trouve, dans le cas de certains Cobayes hybrides, en présence de métaplasies analogues.



3. Ovaire pseudolutéinisé après *greffe dans le pavillon de l'oreille* et maintenu à température relativement basse: dans ces conditions, il y a masculinisation des mâles castrés: Souris (Hill, Dovaz), Rats (Deanesley, Hernandez), Cobayes (Dovaz, Ponse) (fig. 19 et 20).Les greffes des récepteurs mâles dans l'œil de ces sujets masculinisés réagissent fortement (Deanesley, Veyrat-Taillard).

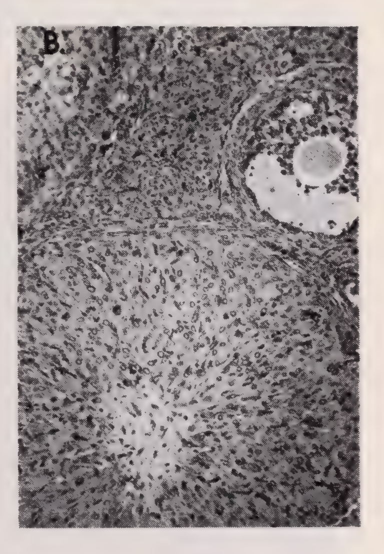


Fig. 20.
Greffe non masculinisante à gros follicules (A) et greffe masculinisante à pseudolutéinisation théco-interstitielle (Coaye).

4) Injections de doses massives d'*hormones hypophysaires* provoquant une pseudolutéinisation ovarienne (Guyénot, Ponse). L'action est possible même après castration récente, mais il s'agit d'extraits hypophysaires bruts, impurs (hor mone corticotrope ?).

5. Injections de doses massives de *prolan d'urine gravidique :* Ponse 1932, Steinach et Kuhn 1936, Guyénot, Trolliet 1936, Papanicolaou, Falk 1936, Morato Manaro et Albrieux 1938-40, Veyrat et Taillard 1947: Cobayes, Rats (fig. 21).

Cette masculinisation est rapide et particulièrement intense et très paradoxale, puisqu'elle n'agit pas sur les mâles castrés (O. PORTE, DEANESLEY), même en présence d'ovaires greffés dans le rein (O. PORTE). Elle nécessite la présence d'ovaires lutéinisés (TROLLIET) mais se passe de la présence des surrénales (VEYRAT-TAILLARD).

En tous cas, la lutéinisation massive des ovaires traduit une dysfonction gonadotrope (fig. 21).

6. C'est aussi le cas lorsqu'on pratique des *injections massives prolongées d'œstrogènes*. Celles-ci provoquent une nette altération histologique de l'hypophyse et déclenchent le déversement exagéré de l'hormone gonadotrope lutéinisante: il y a alors pseudolutéinisation secondaire des ovaires en même temps que les femelles se virilisent (DE JONGH et MULDER, etc.).

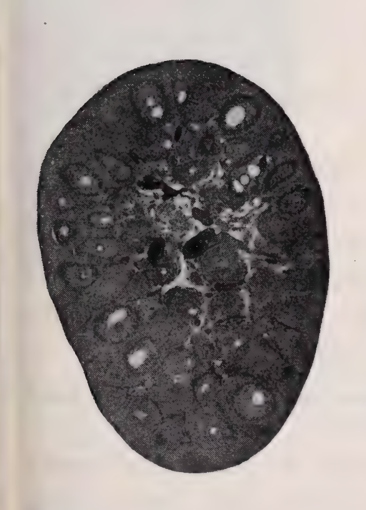
On retrouve la même masculinisation paradoxale chez les *embryons* femelles des Rongeurs soumis à l'injection de doses massives d'œstrogènes: Souris, Rats, Lapins. Chez ces embryons femelles œstrinisés, il y a développement du tractus wolffien mâle avec vésicules séminales et épididyme et l'ovaire est modifié dans le sens testiculaire. Mais les auteurs qui l'ont observé n'en ont pas compris, à mon avis, le mécanisme: RAYNAUD, GREENE, BURILL, IVY, COURRIER et JOST.

Sur embryon mâle, ce même traitement provoque par contre une dépression hypophysaire profonde, ce qui se traduit par l'atrophie testiculaire, la régression du tractus wolffien et génital: action « anti-masculine » des œstrogènes qui s'exerce certainement par voie indirecte.

Conclusions : 1) La médulla ovarienne, territoire potentiellement mâle, peut sécréter des androgènes après activation, conformément à la bipotentialité génétique.

2) Les ovaires en dysfonction: lutéinisés ou kystiques, sécrètent des androgènes non définis, en cas de dérèglements endocriniens pluriglandulaires, avec viciation de la fonction gonadotrope hypophysaire, donc par un mécanisme indirect.





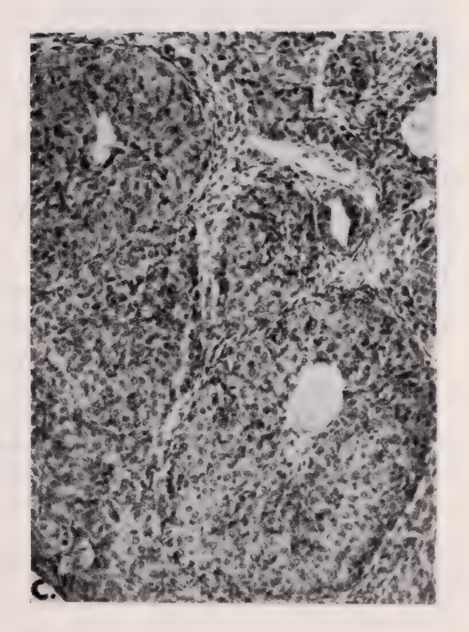


FIG. 21.

Masculinisation de Cobaye adulte par injections de prolan gravidique.
A: clitoris péniforme; B: ovaire pseudolutéinisé; C: faux corps jaunes thécaux crinogènes

V. ACTIONS PARADOXALES DES HORMONES GÉNITALES PURES

Si les gonades peuvent ainsi exercer des actions paradoxales, leurs hormones purifiées normales en sont aussi capables.

I. Oestradiol et masculinisation paradoxale des têtards.

En 1936, Padoa observe que l'addition à l'eau d'élevage d'une folliculine impure, masculinise paradoxalement les têtards de la Grenouille verte.

Gallien fait une expérience cruciale avec l'œstradiol pur[1]. Injectée en solution huileuse, elle déclenche une action orthodoxe, féminisante: 100% de femelles. Ajoutée à l'eau, en solution aqueuse, il y a action paradoxale masculinisante: 100% de mâles.

La même substance agit donc en sens inverse, suivant le mode d'administration. L'hormone femelle est-elle transformée en hormone mâle lorsqu'elle parvient au récepteur sous forme hydrosoluble ?

On le croyait; mais voilà que Padoa (1946) donne la clef du mystère.

Administrant la même hormone, l'œstradiol, sous la même forme aqueuse, à une même ponte de têtards, il varie les doses.

Moins de 60 γ/litre: action orthodoxe, 100% de femelles.
Plus de 250 γ/litre: action paradoxale, 100% de mâles.
Entre 60 et 250 γ/litre: action mixte, 100% d'hermaphrodites avec cortex ovarien et médulla testiculaire.

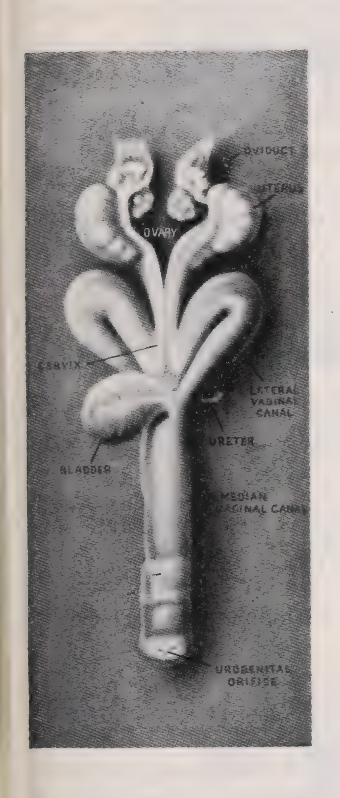
La même substance: féminise à faible dose; masculinise à forte dose; intersexualise à dose intermédiaire.

Lorsque le solvant est huileux, l'organisme l'enkyste, la résorbe en toutes petites quantités par les leucocytes: c'est l'action féminisante des faibles doses.

[1] Witschi estime que l'action masculinisante paradoxale est due à des impuretés de l'hormone utilisée, obtenue par voie extractive de l'urine. Cette hypothèse paraît peu probable, des traces d'impuretés androgènes resteraient en dessous du seuil. D'ailleurs, une hormone obtenue *in vitro*, par synthèse, la testostérone, a les mêmes actions amphisexuelles, comme nous le verrons.

Au contraire, en solution aqueuse, la résorption est totale, rapide et comparable à l'action des fortes doses: l'effet est alors paradoxal, masculinisant.

Or ces doses massives masculinisantes de l'hormone femelle provoquent en même temps une hypertrophie surrénalienne et une



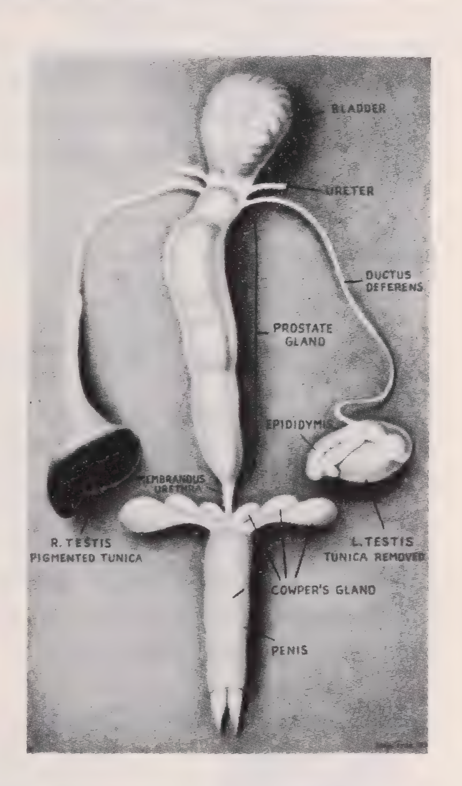


Fig. 22.

Appareils urogénitaux d'Opossums femelle et mâle (d'après Moore).
Noter l'absence de vésicules séminales et la présence d'une prostate allongée, ainsi que de 6 glandes de Cowper chez le mâle; de canaux vaginaux latéraux chez la femelle.

altération hypophysaire nettes (Padoa). Il y a là, sans doute, mise en jeu d'un mécanisme indirect de masculinisation par voie corticotrope.

Considérons un instant les hermaphrodites. Leur examen est très suggestif. Un même sujet, dont toutes les cellules sont de même sexe génétique, verra simultanément certains territoires

évoluer dans le sens mâle, d'autres dans le sens femelle, sous l'action d'un même traitement.

C'est ici qu'intervient la notion fondamentale du seuil de réaction du territoire qui réagit, la capacité de réaction du récepteur.

La médulla, territoire potentiellement mâle, a un seuil d'activation plus bas, est plus sensible vis-à-vis de l'action masculinisante indirecte et évoluera dans le sens testiculaire, alors que le cortex résistera encore à cette action, ayant un seuil d'inhibition plus élevé; il en résultera la formation d'un *ovotestis*.

Jost aussi insiste sur les seuils inhibiteurs plus élevés que les seuils activateurs.

Ces seuils plus ou moins bas, pourront du reste être génétiquement conditionnés, comme nous le montre l'exemple de l'Opossum.

Actions paradoxales des hormones sur l'embryon d'Opossum.

Les travaux de Burns et Moore (1939-1947) ont rendu cet animal célèbre, ce qui est à la fois intéressant et regrettable à un certain point de vue (fig. 22).

Utilisant des doses énormes (jusqu'à 5 mgr par jour) d'hormones synthétiques appliquées en injections ou en onctions au moyen d'une pommade, à de tout jeunes embryons de quatorze jours, dans la poche marsupiale maternelle, ces auteurs déclenchent une série de réactions paradoxales (fig. 23).

Hormone mâle.

La testostérone, à côté de son action orthodoxe masculinisante sur le tubercule génital, la prostate, les glandes de Cowper et les canaux de Wolff et la descente des gonades (non modifiées) exerce, en effet, une double et singulière action paradoxale.

Les canaux de Muller, récepteurs femelles, au lieu de disparaître chez les embryons masculinisés ou mâles, se transforment en trompes, oviductes, cornes utérines pourvues de leurs glandes. Seuls, les canaux vaginaux, d'origine mixte, müllero-sinusaires, font défaut chez le mâle génétique.

Chez les femelles, cette action devient énorme, les cornes utérines augmentent de cinquante fois de calibre par rapport à celles de l'embryon sœur témoin et les canaux vaginaux deviennent

monstrueux, cent fois plus gros que les conduits encore vestigiaux de la femelle témoin (fig. 24).

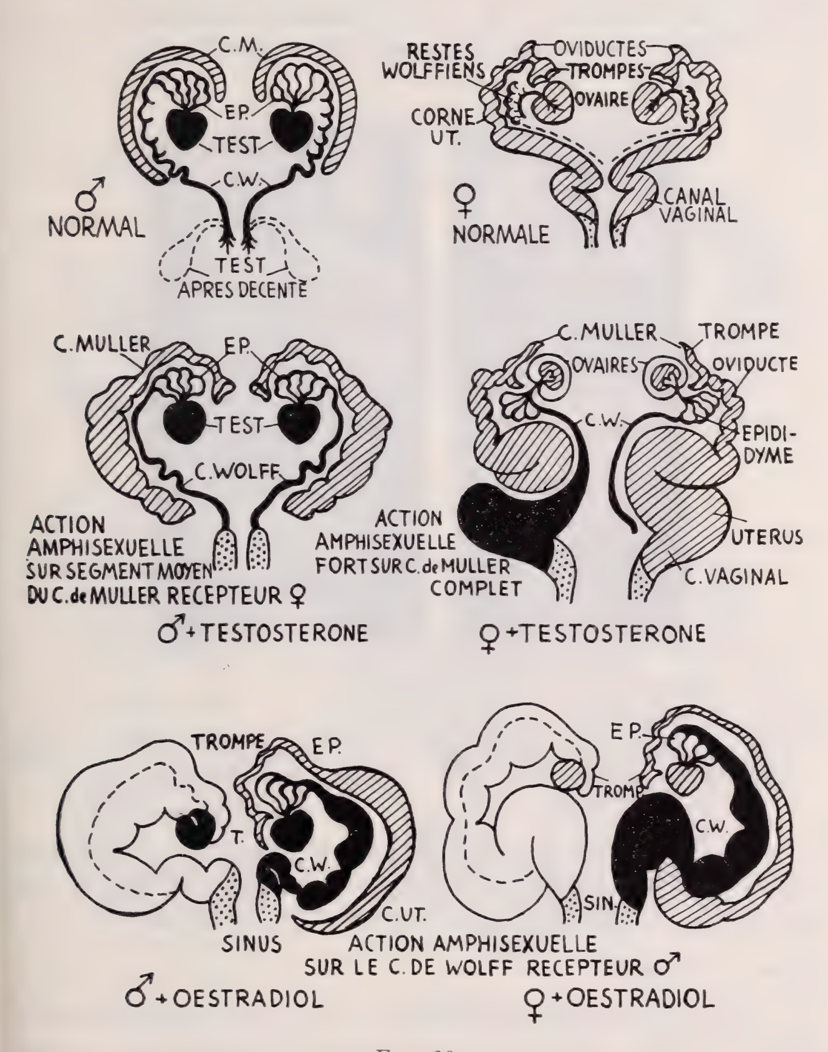


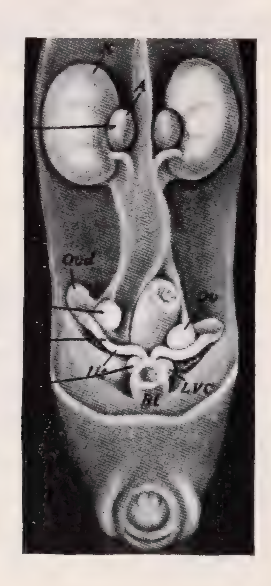
Fig. 23.

Schémas des actions paradoxales des hormones sur l'Opossum (d'après Burns et Moore).

La constitution génétique femelle abaisse le seuil de réaction paradoxale du récepteur femelle.

Tout se passe comme si l'on avait injecté à la fois les deux hormones sexuelles, alors qu'on n'a injecté que l'hormone mâle.

Le sinus urogénital se masculinise organogénétiquement et édifie des glandes prostatiques par bourgeonnement externe, mais il se féminise cytologiquement sous l'action de l'hormone mâle:



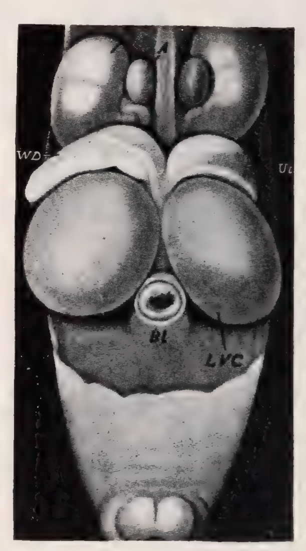


Fig. 2 .

A gauche, embryon femelle normal âgé de 31 jours, à canaux vestigiaux (LVC); à droite, énorme hypertrophie des canaux de Müller (× 50) et des canaux vaginaux (× 100) sous l'action de l'hormone mâle (d'après Moore).

il réalise une véritable réaction œstrale de type vaginal, avec stratification épidermique et kératinisation centrale, et ceci de nouveau avec plus d'intensité chez la femelle (fig. 25).

Hormone femelle:

A côté de la stimulation orthodoxe du tractus mûllérien incomplet chez le mâle, complet et exagérément développé chez la femelle, se réalise une extraordinaire réaction paradoxale, observée nulle part ailleurs: les canaux de Wolff, récepteurs mâles, au lieu de disparaître chez les embryons féminisés, se développent avec vigueur, se dilatent (souvent asymétriquement). La réaction est de nouveau plus intense chez l'embryon femelle.

Burns est porté à admettre que l'obstruction des voies sinusaires est en partie responsable d'une dilatation toute mécanique,

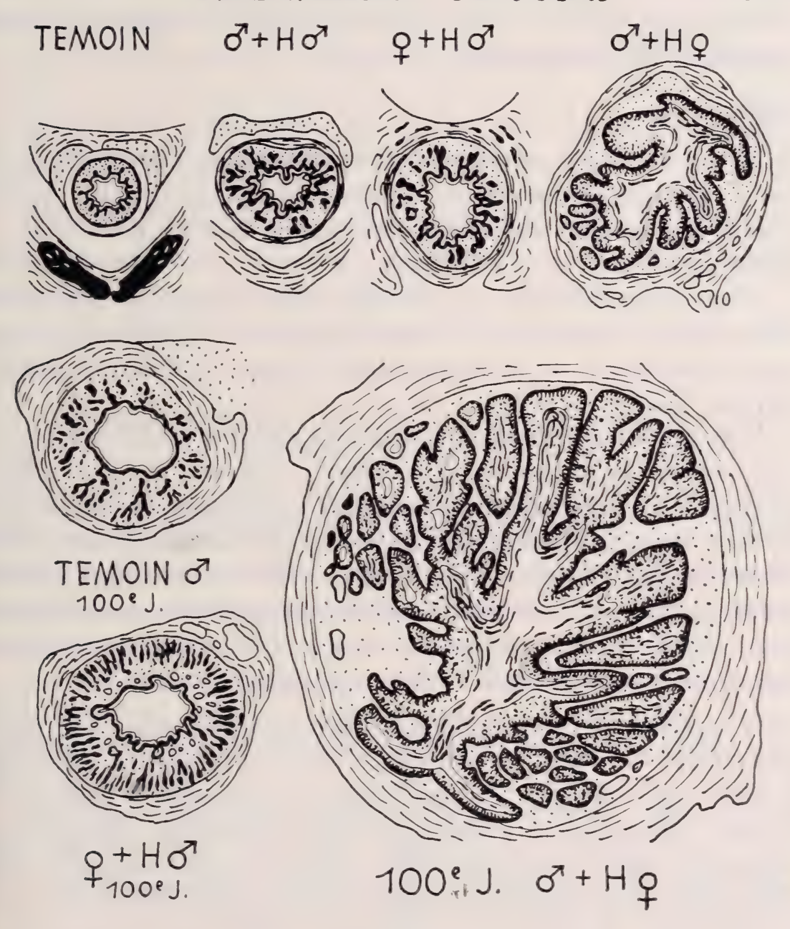


Fig. 25.

Réaction œstrale paradoxale du sinus urogénital de l'Opossum mâle sous l'action de l'hormone femelle (les traits pleins au centre figurent la desquamation cornée). Etat au 30e jour, en haut; au 100e jour, en bas. Conflit entre l'organogenèse de type mâle (bourgeons prostatiques centrifuges) et cytomorphose femelle (réaction œstrale centripète) (d'après Moore).

comme je l'avais soupçonné dès 1939. Le sinus urogénital, en effet, subit une intense métaplasie œstrale, centripète dans les deux sexes, ce qui supprime la prostate chez les embryons mâles si l'on a agi au stade critique avant son apparition morphologique, mais qui s'étend aux bourgeons prostatiques déjà formés avant le traitement. L'accumulation des produits de desquamation bouche les voies urogénitales qui se dilatent. L'énorme hypertrophie des canaux vaginaux sous l'action de la testostérone provient en partie aussi de cette métaplasie sinusaire.

Résumé :

A côté d'actions orthodoxes, les hormones génitales provoquent chez l'Opossum des réactions paradoxales déconcertantes qui ne cadrent plus avec la spécificité d'origine et d'action des hormones sexuelles.

L'hypersensibilité du sexe femelle vis-à-vis des deux hormones montre bien l'*importance des facteurs génétiques* et permet de penser que l'Opossum est un matériel spécial à seuils de réactions génétiquement bas.

Mais ce fait intéressant ne doit pas servir à minimiser le rôle morphogène des hormones et si Moore, dérouté par ces actions paradoxales, n'observant ni spécificité d'origine, ni spécificité d'action, mais une histogenèse monstrueuse, tératologique, refuse désormais d'attribuer aux hormones toute action dans l'histogenèse sexuelle. « Il est peu probable », s'écrie-t-il, « que les hormones jouent un rôle quelconque dans la différenciation du sexe »; nous sommes en droit de lui adresser quelques critiques:

1. L'allure extra-physiologique de ses expériences. Les effets paradoxaux de doses énormes n'existent certainement pas dans les processus normaux. Burns (1942) a démontré le bien-fondé de cette conclusion en observant l'action orthodoxe parfaitement normale de doses beaucoup moins élevées de ces hormones chez l'Opossum: 5-8 γ de perandren par jour au lieu de 50-100 γ.

2. Il faut réserver la possibilité d'une intervention d'une dysfonction hypophysaire au cours de ces réactions paradoxales. Si cette glande n'entre normalement en fonction, d'après Moore, que vers le centième jour, il est fort probable, à mon avis, que des traitements aussi massifs, aussi exagérés, retentissent précocement

sur cette glande et la détraquent, ce qui expliquerait ces anomalies qui n'ont rien à voir avec des processus normaux. Ces expériences ne sont que des caricatures grossières de ce qui se passe en réalité.

En somme, le cas de l'Opossum, si âprement discuté, est un cas *sui generis*; il s'agit d'un matériel génétique différent de celui des autres Mammifères, et les traitements qu'on a appliqués à ce Marsupial ne sont pas comparables à ceux qu'on a étudiés chez les autres Vertébrés.

Voilà bien un exemple suggestif du mécanisme des actions paradoxales !

Néanmoins ces recherches ont eu le mérite de souligner l'importance des facteurs génétiques et des seuils de réaction des récepteurs.

A côté du facteur causal qui déclenche une réaction, il faut soigneusement tenir compte des capacités réactionnelles du récepteur.

VI HORMONES ET RÉACTIONS AMPHISEXUELLES

Il existe des hormones, voisines mais différentes des hormones types, mâles ou femelles, qui ont une action « paradoxale » sur les castrats des deux sexes. En réalité elles ont une action *polyvalente*: androgène, œstrogène, progestative, vitale, etc. au sens que SELYE a donné à ces faits.

Il s'agit d'hormones isolées parfois dans l'organisme: urine, sang, placenta, utérus, surrénales, mais pas dans les glandes génitales elles-mêmes. D'autres ont été obtenues au cours de synthèses *in vitro*.

Leur caractéristique, à côté de cette polyvalence, c'est d'exercer leurs actions à des doses très fortes, extra-physiologiques (100-500 mgr) et souvent après un temps de latence prolongé. Elles peuvent du reste changer de valence en cours de route et être d'abord œstrogènes (kératinisation) puis antiœstrales (mucification vaginale par pro-œstre bloqué).

Ces modes d'actions font supposer l'existence de mécanismes complexes avec relais pluriglandulaires. L'hypophyse semble intervenir dans plusieurs cas: action mammogène, action sur les trompes;

l'action gonadotrope lutéinisante sur les ovaires passe par l'hypophyse et la corticosurrénale. Ces actions disparaissent chez les animaux hypophysectomisés (Chamorro; Jean Meyer). Cependant l'action sur l'utérus et le vagin persiste (J. Meyer, Nathanson, Franseen, Sweency, 1938).

Métabolisme « in vivo »:

On peut supposer aussi que le temps de latence prolongé correspond à une transformation *in vivo* au cours de la métabolisation par l'organisme, ce qui s'expliquerait par leur parenté chimique. L'utilisation des isotopes marquées C^{+} et H^{o}, permettra de suivre leur destinée et d'étudier la transformation possible d'une hormone mâle en une hormone femelle progestative ou même œstrogène. *In vitro*, de tels passages ont été réalisés.

Citons, parmi beaucoup d'autres de ces hormones « amphisexuelles », l'*androstérone*, la *transdéhydroandrostérone*, l'*androstènediol*, l'*androstènedione*, l'*androstanediol* et surtout la *pregneninolone* (fig. 6, p. 483).

C'est l'hormone amphisexuelle type et cela se comprend: on l'appelle aussi *éthyniltestostérone*, car c'est une testostérone où l'hydrogène en 17 a été remplacé par le groupe $C \equiv H$ (éthynil). Elle sera donc androgène et exercera son action masculinisante sur la prostate, les vésicules séminales, la surrénale (disparition de la zone X); elle fait apparaître un tractus mâle complet chez l'embryon de Lapine traitée (Courrier-Jost). 10 mgr dans l'eau masculinisent en bloc les têtards (Jost) et les Poissons cyprinodontes (Eversole, Régnier).

Mais la pregneninolone est encore une anhydro 20-21, oxy 17, progestérone (fig. 6). Son action la plus nette sera progestative. Son activité *per os* l'a désignée pour la thérapeutique humaine. C'est la seule hormone capable de remplacer entièrement la progestérone, d'assurer la nidation de l'œuf et de maintenir la gestation jusqu'au terme chez la Lapine gravide castrée. Elle exerce les mêmes antagonismes que la progestérone: bloquage du rut à l'état muqueux ou même suppression totale à fortes doses; arrêt des contractions utérines, suppression de la lactation (Femmes, Singes).

L'action œstrale est la plus faible, ce qui se conçoit étant donné sa différence de structure chimique. Sur le vagin, l'action est faible et transitoire, la kératinisation fait place à une mucification secon-

daire, même si l'on augmente la dose (30 mgr): l'hormone devient progestative, antagoniste des œstrogènes.

Cependant la pregneninolone féminise le testicule et développe les oviductes des embryons de Poulet (JOST).

Actions paradoxales des hormones types.

Si ces hormones, de type intermédiaire, produits de la dégradation métabolique, exercent ainsi des actions polyvalentes, il est plus surprenant de constater que les hormones caractéristiques de l'ovaire et du testicule deviennent également polyvalentes comme nous l'avons déjà vu dans le cas des têtards et dans celui de l'Opossum (œstradiol et testostérone). Mais il faut alors utiliser des doses élevées et leur accorder un temps de latence suffisant.

Testostérone, méthyltestostérone, propionate de testostérone (perandren) sont presque aussi polyvalents que la pregneninolone. Ces hormones « mâles » agissent sur l'oviducte, le vagin, l'utérus, la glande mammaire, la lactation, les règles, la grossesse, la lutéinisation de l'ovaire.

La progestérone prolonge la vie des animaux privés de surrénales et est particulièrement androgène chez les têtards.

La désoxycorticostérone est non seulement une hormone vitale, mais féminisante aussi, et partiellement progestative.

Les divers œstrogènes sont souvent masculinisants, mais de façon spéciale.

Mécanisme d'action.

La spécificité d'action varie pour ces diverses hormones selon plusieurs conditions:

a) la capacité de réaction du récepteur, du territoire, est capitale: le territoire müllérien réagira par différenciation glandulaire, le territoire sinusaire par stratification et kératinisation;

b) la constitution raciale génétique modifie considérablement le seuil de réaction: le plumage des volailles Sebright, les gonoductes de l'Opossum ont des seuils particulièrement bas;

c) la réaction sera totalement différente selon l'âge du récepteur: l'hormone mâle supprime le système müllérien chez l'embryon de Poulet à l'âge critique de six jours mais stimule considérablement l'oviducte des Poules adultes;

d) l'état sexuel de l'animal injecté intervient en déclenchant ou non des antagonismes possibles: il y aura mucification progestative du vagin en présence des œstrogènes d'une femelle entière ou action folliculoïde œstrale sur femelle castrée en utilisant la même hormone mâle sur la même espèce animale;

e) enfin la nature des hormones injectées intervient dans la réaction.

1) Les hormones androgènes, si nombreuses, sont les plus polyvalentes malgré la spécificité de leur structure chimique: tous ont le squelette stérane qui est un thème où les variations portent sur les radicaux 3 et 17, 11 et la saturation des cycles.

Ces hormones mâles déclenchent dans les récepteurs femelles des réactions de type féminin, œstrales ou progestatives. La capacité réactionnelle intrinsèque du récepteur intervient.

Hormone mâle + récepteur mâle = réaction mâle;
» mâle + » femelle = réaction femelle;
» mâle + » bipotent (sinus) = réaction mâle (prostatique) ou femelle (œstrale).

2) Par contre les œstrogènes déclenchent dans les récepteurs mâles ou bipotents une action de type féminin.

Hormone femelle + récepteur mâle = réaction femelle
» femelle + » bipotent = réaction femelle
} œstrale

C'est ainsi que les vésicules séminales des Rongeurs castrés s'hypertrophient sous l'action des œstrogènes à fortes doses, mais ne présentent qu'une fibrose massive et une hypertrophie musculaire, non une réaction glandulaire de sécrétion (fig. 19 p. 505). Les glandes sont au contraire très atrophiées dans un organe volumineux. La prostate sera kératinisée ou supprimée par kératinisation directe centripète du sinus urogénital embryonnaire.

Les œstrogènes conservent-ils cette haute spécificité d'action par suite de leur spécificité de constitution chimique ? Il ne le semble pas, car la multitude des œstrogènes artificiels ont une tout autre structure que celle des stérols (fig. 4 p. 481).

Ce n'est que dans quelques rares cas, ou à très fortes doses, que les œstrogènes finissent par imiter l'action des androgènes ; canaux

de Wolff des Opossums mâles et femelles, prostate du Chat mâle castré (Courrier et Gros) dont les glandes se développent comme après administration d'hormones mâles. Ici les œstrogènes déclanchent une réaction masculine typique.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Ainsi nous sommes loin de la conception classique de l'action simple et directe des hormones:

Ni spécificité de constitution, ni spécificité d'origine, ni spécificité de réaction !

L'organisme nous apparaît comme un laboratoire effroyablement complexe où s'élaborent de multiples hormones sexuelles dans des glandes diverses. Elles entrent en synergie, en vicariance, en antagonisme.

Le système endocrinien tout entier peut intervenir par l'intermédiaire de son nœud vital: l'hypophyse. Un dérèglement thyroïdien ou pancréatique pourra retentir aussi sur la sphère génitale.

Mais, même en restant dans le circuit restreint des hormones sexuelles, un dérèglement de l'équilibre hypophyse-gonades-surrénales pourra créer des dysfonctions, des réactions paradoxales.

La somme harmonieuse des réactions aboutissant à la réalisation d'une sexualité normale sera vite troublée et la pathologie fera son apparition.

L'analyse de ces paradoxes aura précisément jeté les bases thérapeutiques destinées à vaincre les états pathologiques.

Pour nous autres biologistes, cette analyse nous montre en outre, qu'à côté de l'action morphogène incontestable et puissante des hormones, il faut considérer les capacités réactionnelles des récepteurs, leurs bases génétiques et leurs phases sensibles critiques. Autrement dit, il s'agit de faire la synthèse de toutes les données de l'endocrinologie, de la mécanique embryonnaire et de la génétique.

TRAVAUX CITÉS

1940. Adams, A. E., Gay, H., Terzian, A. *The effect of injections of testosterone propionate in adult female Newts.* Anat. Rec., 79, n° 3, suppl. 2, 67.

1929. DE BEAUMONT, J. *Les caractères sexuels du Triton et leur déterminisme. Masculinisation et féminisation.* Arch. Biol., 39, 175-245.

1932. —— *Hétérogreffes testiculaires chez les Urodèles.* Arch. Zool. exp. et gén., 74, 437-459.

1933. —— *La différenciation sexuelle dans l'appareil uro-génital du Triton et son déterminisme.* Arch. f. Entw. mech., 129, 120-178.

1932. BENOIT, J. *L'inversion sexuelle de la Poule déterminée par l'ablation de l'ovaire gauche.* Arch. Zool. exp. et gén., 73, 1-112.

1938. —— *Sur la nature sexuelle endocrine des gonades développées chez les Poules ovariectomisées. Cas d'un sujet ayant conservé pendant sept ans un état sexuel mâle pur.* C. R. Soc. Biol., 129, 238-240.

1939. BRADBURY, J. T. et GAENSBAUER, F. G. *Masculinisation of the female Rat by gonadotropic extracts.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 41, 128-131.

1938. BURNS, R. K. *Hormonal control of sex-differentiation.* Amer. Nat., 72, 207-227.

1939. —— *The differentiation of sex in the Opossum* (Didelphys virginiana) *and its modification by the male hormone testosterone proprionate.* J. of Morph., 65, 79-119.

1939. —— *Sex-differentiation during the early pouch stages of the Opossum* (Didelphys virginiana) *and a comparison of the anatomical changes induced by male and female sex hormones.* Ibid., 65, 497-547.

1942. —— *Hormones and experimental modification of sex in the Opossum.* Biol. Symposia, IX, Jaques Catell, Pens. U.S.A., 125-146.

1945. —— *Bisexual differentiation of the Sex ducts in Opossums as a result of treatment with androgen.* J. exp. Zool. 100, 119-140.

1939. BURRILL, M. W. et GREENE, R. R. *Androgen function of the adrenals in the immature male castrated Rat.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 40, 327-330.

1939. ——, —— *Androgen production in normal intact and castrate immature female Rats.* Ibid., 42, 764-766.

1940. ——, —— *Further studies on the andromimetic function of the immature male Rat's adrenal.* Endocr., 26, 645-650.

1939. COURRIER, R. *Relations entre les hormones mâles et femelles.* Encycl. méd. chirurgicale, cahier Gynec., n° 15, 39-42.

1942. —— *Remarques à propos des différentes actions exercées par certains stéroïdes.* Soc. Endocrinol., Paris, mai.

1945. —— *Sur la polyvalence des stéroïdes.* C. R. Soc. Biol., 139, 971-972.

1939. —— *La désoxycorticostérone est capable de maintenir la grossesse ou de provoquer l'avortement.* Ann. d'Endocr., I, n° 5.

1941. Courrier, R. et Bennetz, H. *Action de la progestérone chez la Souris mâle castrée.* C. R. Soc. Biol., 135, 825-26.

1942. ——, —— *Sur l'action de l'acétate de désoxycorticostérone.* Soc. d'Endocr., 26 mars.

1941. ——, —— *Sur les actions respectives de la progestérone et de la pregneninolone chez le mâle castré.* Ann. d'Endocr., 2, nº 4-5.

1938. —— et Gros, G. *Sur l'action de la folliculine chez le Chat mâle.* C. R. Soc. Biol., 128, 8-10.

1938. ——, —— *Influence du propionate de testostérone sur l'utérus.* C. R. Soc. Biol., 127, 921-923.

1938. ——, —— *Nouvelles recherches sur l'action du propionate de testostérone chez la femelle.* C. R. Soc. Biol., 128, 194-196.

1939. —— et Jost, A. *La pregneninolone assure le maintien de la grossesse chez la Lapine gestante castrée.* C. R. Soc. Biol., 130, 1162-1164.

1939. —— *Sur l'action androgène de la pregneninolone.* C. R. Soc. Biol., 130, 1515-1516.

1936. Davidson, C. S. et Moon, H. D. *Effect of adrenotropic extracts on accessory reproductive organs of castrate Rats.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 35, 281-282.

1928. Deanesley, R. *A study of the adrenal cortex in the Mouse and its relation to the gonads.* Proc. Royal Soc. London B, 103, 523-546 (15 planches).

1938. —— *Adrenal cortical differences in male and female Mice.* Nature, 141, 79-80.

1938. —— *The androgenic activity of ovarian grafts in castrated male Rats.* Proc. Royal Soc., London B, 126, 122-135.

1937. —— et Parkes, A. S. *Multiple activities of androgenic compounds.* Quart. J. exp. Physiol., 26, 393-402.

1938. Desclin, L. *A propos de l'activité androgénique de l'ovaire.* C. R. Soc. Biol., 128, 557-558.

1924. Domm, L. V. *Sex reversal following ovariotomy in the fowl.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 22, 28.

1927. —— *New experiments on ovariotomy and the problem of sex inversion in the fowl.* J. exp. Zool., 48, 31-124, 12 pl.

1929. —— *Spermatogenesis following early ovariotomy in the brown Leghorn fowl.* Arch. f. Entw. mechanik, 119, 171.

1931. —— *A demonstration of right and left testis-like gonads in ovariotomized fowl.* Anat. Rec., 49, 211-249.

Dovaz, R. et Ponse, K. *La greffe d'ovaires dans l'oreille chez les Souris, les Rats et les Cobayes* (en préparation).

1938. Emmens, C. W. *Some effects of the compounds of the androsterone-testosterone series on ovariectomized Mice.* J. of Physiol., 93, 416-422.

1938. Emmens, C. W. et Parkes, A. S. *The oestrogens of the testis and of the adrenals in relation to the treatment of enlarged prostate with testosterone propionate.* J. of. Path. and Bacteriol., 47, 279-283.

1939. ——, —— *Some biological properties of anhydro-hydroxy-progesterone (ethinyl-testosterone).* J. of Endocrinol., 1, 332-338.

1938. Gallien, L. *Action des hormones sexuelles dans la différenciation du sexe chez* Rana temporaria L. Bull. biologique France-Belgique, 72, 269-296.

1938. —— *Action du benzoate de dihydrofolliculine dans la différenciation du sexe chez* Rana temporaria L. C. R. Ac. Sc., 206, 282-284.

1941. —— *Action du benzoate d'oestradiol en solution huileuse dans la différenciation du sexe d'une race de* Rana temporaria L. *appartenant au type différencié.* C. R. Ac. Sc., 212, 870-872.

1941. —— *Caractères histologiques des ovariotestis obtenus chez* Rana temporaria L., *à la suite de l'action de l'oestradiol en solution aqueuse.* Ibidem, 212, 310-313.

1941. —— *Recherches expérimentales sur l'action amphisexuelle de l'hormone femelle (oestradiol), dans la différenciation du sexe chez* Rana temporaria L. Bull. Biol. France et Belgique, 75, 369-397.

1944. —— *Recherches expérimentales sur l'organogenèse sexuelle chez les Batraciens Anoures.* Ibidem, 73, 257-359.

1936. Falk, E. A. et Papanicolaou, G. N. *Effect of pregnancy urine extracts upon normal and transplantated gonads and upon the external genitalia in the Guinea pig.* Anat. Rec. 64, suppl., 16.

1939. Gersh, I. et Grollmann, A. *The relation of the adrenal cortex to the male reproductive system.* Am. J. of Physiol., 126, 368.

1939. ——, —— *The nature of the X-zone of the adrenal gland of the Mouse.* Anat. Rec., 75, 131.

1942. Greene, R. R. *Hormonal factors in sex inversion: the effects of sex hormones on embryonic sexual structures of the Rat.* Biol. Symposia IX, 105-124.

1939. ——, Burrill, M. W. et Ivy, A. C. *Experimental intersexuality: The paradoxical effect of oestrogens on the sexual development of the female Rat.* Anat. Rec., 74, 429-438.

1939. ——, ——, —— *Experimental intersexuality: Masculinisation of the female Rats by post partum traitment with antero-pituitary-like hormone.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 40, 514-515.

1939. ——, ——, —— *Andogenic function of APL stimulated ovaries in immature Rats.* Ibid., 42, 761-764.

1939. ——, ——, —— *Progesterone is androgenic.* Endocr., 24, 351-357.

1940. ——, —— et Thomson, D. M. *Further studies on the androgenicity of progesterone.* Ibidem, 27, 469-472.

1940. Greene, R. R. et Burril, M. W., *Lack of demonstrable androgenic activity of desoxycorticosterone acetate.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 43, 382-383.

1939. Gros, G. *Sur l'action du diéthylstilboestrol chez le Chat.* C. R. S. B., 131, 172-173.

1932. Guyénot, E., Ponse, K. et Wietrzykowska, J. *Lutéinisation de l'ovaire et masculinisation chez le Cobaye.* C. R. Ac. Sc., 194, 1051-1053.

1934. ——, —— et Trolliet, I. *Action masculinisante de l'Urine de Femme enceinte.* Ibidem, 198, 1830-1831.

1935. —— et Duszynska-Wietrzykowska, J. *Stérilité et virilisme chez les Cobayes femelles de Cobayes issus d'un croisement interspécifique.* Rev. Suisse Zool., 42, 341-388.

1936. —— et Naville-Trolliet, I. *Masculinisation provoquée de femelles de Cobaye.* Ibidem, 43, 415-454.

1943. Hernandez, Th. *Ambisexuality of ovarian grafts.* Am. J. Anat., 73, 127-151.

1928. Humphrey, R. R. *Sex differenciation in gonads developed from transplants of the intermediate mesoderm of Amblystoma.* Biol. Bull. 55, 317-338.

1929. —— *Studies on sex reversal in Amblystoma.* II. *Sex differentiation and modification following orthotopic implantation of gonad preprimordium.* J. exp. Zool., 53, 171-221.

1931. —— III. *Transformation of the ovary of Amblystoma tigrinum into a functional testis through the influence of a testis resident in the same animal.* Ibidem, 58, 333-366.

1931. —— IV. *The developmental potencies exhibited by modified « freemartin » ovary of Amblystoma tigrinum following removal of the testis which had induced its modification.* Ibidem, 58, 367-400.

1932. —— *Sex of parabiotic twins in Amblystoma maculatum.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 29, 713-717.

1936. —— *Reversal of ovaries to testes in parabiotic A. tigrinum.* J. exp. Zool., 73, 1-21.

1938. —— *Reversal in A. tigrinum females induced by ectopic implantation of testis preprimorda.* Anat. Rec., 72, 451-467.

1945. —— *Sex determination in Ambystomid Salamanders: A study of the progeny of females experimentally converted into males.* Am. J. Anat., 76, 33-66.

1937. Hill, R. T. *Ovaries secrete male hormones: I. Restoration of the type of seminal vesicle and prostate gland to normal by grafts of ovaries.* Endocrinol., 21, 495-502.

1937. —— II. *Temperature control of male hormone output by grafted ovaries.* Ibidem, 21, 633-636.

1941. —— *Fate of ovaries which have been grafted in the ear for long periods of time.* Ibidem, 28, 426-430.

1938. Hill, R. T. et Strong, H. T. IV. *Effect of ovarian androgens on accessory size in the Mouse.* Ibidem, 22, 663-666.

1940. ——, —— V. *Comparison of some synthetic androgens with naturally occuring ovarian androgen in Mice.* Ibidem, 27, 79-82.

1927. Howard-Miller, E. *A transitory zone in the adrenal cortex which shows age and sex relationships.* Amer. J. Anat., 40, 251-294.

1929. —— *Development of the Mouse adrenal.* Science, 69, 406.

1930. —— *The X-zone of the suprarenal cortex in relation to gonadal maturation in Monkeys and Mice and to epiphyseal unions in Monkeys.* Anat. Rec., 46, 93-104.

1934. —— et Grollmann, A. *The effects of extracts of adrenal cortex on growth and the reproductive system of the normal Rats with particular reference to intersexuality.* Am. J. Physiol., 107, 480.

1937. —— *Is the adrenal X-zone andromimetic ?* Ibidem, 119, 339.

1937. —— *Adrenalectomy in Mice and the replacement of X-zone bearing adrenals by cortical extract with special reference to adrenal-gonadal relationships.* Ibidem, 120, 36.

1937. —— *The representation of the adrenal X-zone in Rats, in the light of observations on X-zone variability in Mice.* Amer. J. Anat., 62, 351-374.

1938. —— *A temporary phase of extra-testicular andromimetic hormone production in Rodents associated with the adrenal X-zone.* Am. J. Physiol., 103, 105.

1939. —— *Effects of castration on the seminal vesicles as influenced by age, considered in relation to the degree of development of the adrenal X-zone.* Amer. J. Anat., 65, 105-137.

1939. —— *The effect of adrenalectomy on the seminal vesicles and prostates in castrated Mice.* Am. J. Physiol., 126, 539.

1939. —— *A note on the reactions of the Mouse uterus to ovariectomy in the presence of the X-zone.* Bull. Johns Hopkins Hospital, 65, 341.

1936. —— et Gardner, W. U. *Maintenance of accessory organs by ovarian grafts in castrate male Mice.* Anat. Rec., 64, suppl. 21.

1937. Hodler, D. *Surrénales et masculinisation.* Thèse, Genève.

1942. Jost, A. *Intersexualité expérimentale chez l'embryon de Lapin.* Ann. d'Endocr., 3, 121.

1942. —— *Sur l'intersexualité réalisée chez des embryons de Lapin.* C. R. Soc. Biol., 136, 300-302.

1942. —— et Courrier R. *Intersexualité fœtale provoquée par la pregneninolone au cours de la grossesse.* Ibidem, 136, 395-396.

1943. —— *Action masculinisante de la pregneninolone dans la différenciation du sexe de* Rana temporaria. Ibidem, 137, 685-686.

1944. Jost, A. *Masculinisation des organes génitaux externes de la Lapine sous l'action de divers androgènes (propionate de testostérone, 17-méthyl testostérone, pregneninolone).* Bull. Soc. Zool. France, 69, 159.
1945. —— *Sur l'action de divers androgènes sur la différenciation embryonnaire.* C.R. Soc. Biol., 139, 670-677.
1946-47. —— *Série de notes préliminaires.* C. R. S. B. 1946-1947.
1947. —— *Sur le rôle des gonades fœtales dans la différenciation sexuelle somatique de l'embryon de Lapin.* C. R. Ass. Anatomistes, Paris, 2 avril.
1947. —— *The age factor in the castration of male Rabbit fetuses.* Proc. Soc. exp. Biol. and Med., 66, 302-303.
1947. —— *Recherches sur la différenciation sexuelle de l'embryon de Lapin.* Arch. d'Anat. micr. et de Morphologie exp., 36, 151-315.
1948. —— *Influence de la décapitation sur le développement du tractus génital et des surrénales de l'embryon de Lapin.* C.R. Soc. Biol., 142, 273-74.
1948. —— *Activité androgène du testicule fœtal de Rat greffé sur adulte castré.* Ibidem, 142, 196-197.
1948. —— *Sur un fœtus de Lapin anormal dépourvu d'hypophyse.* C. R. Ass. Anat. Strasbourg, mars.
1932. de Jongh, S. E. et Mulder, J. D. *Ueber die Maskulierung der äusseren Genitalien von weiblichen Meerschweinchen nach Injektion von männlichen und weiblichen Hormonen.* Endokrinologie, 11, 161-165.
1936. —— et Korteweg, R. *Der Einfluss von Ovar-Implantation auf die Genitalien der kastrierten männlichen Maus.* Acta brev. Neerl. Physiol., 57.
1938. ——, Kor, D. J. et van der Woerd, L. A. *Paradoxe Wirkungen des Follikelhormons bei männlichen Tieren. II. Die Beeinflussbarkeit durch gonadotropes Hormon; die Beziehungen zur Prostatahypertrophie.* Arch. int. Pharmacodynamie und Therapie, 58, 310.
1938. —— et van der Woerd, L. A. *Die Hemmung der paradoxe oestron Wirkung durch Testosteronester.* Acta brev., Neerl. Physiol., 8, 173.
1939. ——, —— *Der Einfluss der Lebensalter auf die Art und Unfang der paradoxen Oestron Wirkung.* Ibidem, 9, 21.
1939. Korenchevsky, V. *Revue sur les actions amphisexuelles des hormones sur le Rat: Ergebnisse der Vitamin und Hormonforschung,* II. 430.
1937. Lamar, J. K. Anat. Rec. 70, suppl., 45.
1940. Lampton, A. K. et Miller, A. J. *The influence of temperature on the internal secretory activity of transplanted ovaries in the female Rat.* Endocr., 26, 519-522.

1924. Lipschutz, A. *Sur une malformation intersexuelle chez le Cobaye.* C. R. Ac. Sc., 179, 1625-1627.

1929. —— *La intersexualidad en el Cuy.* Revista medica de Chile, an. 57, 1-14.

1933. —— *Masculinisation par résection partielle de l'ovaire chez le Cobaye.* C. R. Soc. Biol., 112, 1272-1273.

1937. —— *Androgenic endocrine activity in the female Mammal.* Nature, 140, 892.

1937-38. —— *Hyperplasie expérimentale de l'endomètre avec prolifération atypique et tumorale de l'épithèle utérin après des interventions ovariennes.* Gynec. et Obstetr., 36-37, 407-498, et 2-43.

1940. Lukens, F. D. W. et Palmer, H. D. *Adrenalcortical virilism.* Endocrinol., 26, 941-945, 1940. (Pour le virilisme tumoral, consulter le résumé dans: Cameron, A. T. *Recent advances in Endocrinology*, 7e éd., London, J. & A. Churcill LTD).

1939. Mahoney, J. J. *The embryonic and postnatal development of the female prostate gland in the albino Rat.* Anat. Rec., 75, suppl. 122.

1938. Morato- Manaro, J. et Albrieux, A. *Vermännlichung von jugendlichen weiblichen Meerschweinchen durch das Prolan; hormonale Dosierung in Urin und Ovarien.* Rev. Biol. et Hyg., 9, 79.

1940. ——, —— Arch. Klin. Institut Endokr., 1, 381.

1940. ——, —— Arch. Klin. Institut Endokr., 1, 387.

1941. Moore, C. *On the role of sex hormones in sex differentiation in the Opossum* (Didelphys virginiana). Physiol. Zool., 14, 1-45, 1941 (note préliminaire Proc. exp. Biol. & Med., 40, 544).

1941. —— *Embryonic differentiation of Opossum prostate following castration, and responses of the juvenile gland to hormones.* Anat. Rec., 80, 315-326.

1943. —— *Sexual differentiation in the Opossum after early gonadectomy.* J. exp. Zool., 94, 415-456.

1944. —— *Sex endocrines in development and prepuberal life.* J. clin. Endocr., 4, 135-141.

1948. —— *Embryonic sex hormones and sexual differentiation.* Monogr. in Amer. Lectures in Endocr. Willard O. Thompson. Ill. Ch. C. Thomas. Spingfield, Ill. U.S.A., 1-81.

1940. Nally-Porte, O. *Etude de l'action de l'urine gravidique sur des Cobayes mâles castrés. Action du prolan de l'urine gravidique sur des Cobayes mâles castrés porteurs de greffes ovariennes.* C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, 57, 36-38 et 38-42.

1938. Nathanson, I. T., Franseen, C. C., et Sweency, A. R. *Nature of the action of testosterone on the genital tract of the immature female Rat.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 39, 385-387.

1931. PADOA, E. *Femminizzazione senza ovociti e mascolinizzazione senza spermatogenesi nella inversione sperimentale del sesso nei polli.* Mon. Zool. ital., 41, 190-192.

1934. —— *Ricerche sperimentali sulla sessualità nei polli.* Arch. ital. Anat. et Embriol., 33, 242-420.

1938. —— *La differenziazione del sesso invertito mediante la somministrazione di ormoni sessuali. Ricerche con follicolina in* Rana esculenta. Arch. ital. Anat. & Embriol., 40, 122-172.

1942. —— *Il differenziamento del sesso invertito mediante la somministrazione di ormoni sessuali e corticosurrenali. Ricerche con diidrofollicolina, progesterone e acetato di desossicorticosterone, in* Rana esculenta. Publ. Staz. Zool. Napoli, 19, 185-223.

1938. —— et BALDASSERONI, L. *La differenziazione del sesso invertito mediante la somministrazione di ormoni sessuali.* II. *Velocità di accrescimento e sensibilità agli ormoni sessuali in una razza semidifferenziate di* Rana esculenta. Monitore Zool. ital., 49, 267.

1934. PAPANICOLAOU, G. N. et FALK, E. A. *Action of pregnancy urine extracts (Follutein) on the external genitalia of the female Guinea-pigs.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 31, 750-753.

1937. PARKES, A. S. *Androgenic activity of ovarian extracts.* Nature, 139, 965.

1937. —— *Source of androgenic and oestrogenic substances of the urine.* The Lancet, oct. 16, 902 (bibl. extr. urinaires).

1936. PFEIFFER, C. A. *Effect of ovarian transplants upon the development and the maintenance of the seminal vesicle and the prostate gland of the albino Rat.* Anat. Rec. 65, 213-237.

1936. —— *Sexual differences of the hypophysis and their determination by the gonads.* Amer. J. Anat., 58, 195-225.

1939. —— *The effects of experimentally induced endocrine imbalance in the female Mice.* Anat. Rec., 75, 465.

1942. —— et HOOKER, C. W. *Experiments on the source of ovarian androgen in the Mouse.* Anat. Rec. 83, 543-571.

1936. PRICE, D. *Normal development of the prostate and seminal vesicles of the Rat with a study of experimental postnatal modifications.* Amer. J. Anat., 60, 79-127.

1939. —— *Normal development and regression of the prostate gland of the female Rat.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 41, 580-583.

1941. —— *Rat prostate and seminal vesicle grafts in relation to the age and sex of the hosts.* Physiol. Zool., 14, 145-161.

1942. —— *A comparison of male and female Rat prostates transplants.* Anat. Rec., 82, 93-113.

1944. —— *The reactivity of the prostate gland of the female Rat in relation to age.* Amer. J. Anat., 75, 207-231.

1944. PRICE, D. *The development of reactivity in the accessory reproductive organs of castrated and spayed Rats injected with testosterone propionate.* Physiol. Zool., 17, 377-391.

1944. —— et ORITZ, E. *The relation of age to reactivity in the reproductive system of the Rat.* Endocr., 34, 215-239.

1942. RAYNAUD, A. *Recherches embryologiques et histologiques sur la différenciation sexuelle normale de la Souris.* Suppl. Bull. Biol. France & Belgique, 29, 1-115.

1942. —— *Modification expérimentale de la différenciation sexuelle des embryons de Souris par action des hormones androgènes et œstrogènes.* Actualités Sc. et Industr. nos 925-926, Paris, Hermann (463 p.).

1944. RUBIN, D. *The relation of hormones to the development of Cowper's and Bartholin's glands in the Opossum* (Didelphys virginiana). J. morph., 74, 213-285.

1940. SELYE, H. *Postnatal masculinization of the female Rat by means of testosterone propionate.* Anat. Rec., 76, 145.

1942. —— *The pharmacology of steroid hormones and their derivatives.* Rev. canadienne de Biol., 1, août, 577-632.

1942. ——, MASSON, G. M. et BORDUAS, A. *The sex hormone actions of some steroids related to desoxycorticosterone and progesterone.* Ibid., 1, 57-63.

1943. —— et MASSON, G. *Lutoid action of steroid hormones.* J. Pharmacol., 77, 301.

1945. MASSON, G. et SELYE, H. *Additional steroids with luteoid activities.* Ibidem, 84, 46-52.

1947. SELYE, H. *Textbook of Endocrinology.* Williams & Wilkins & Co, Ba. 2e éd.

1931. STEINACH, E. et KUN, H. *Luteingewebe und männliche Geschlechtscharaktere.* Pflüger's Arch., 227, 266-278.

1936. —— *Zur Geschichte des männlichen Sexualhormons und seiner Wirkungen am Säugetier und beim Menschen.* Wiener Klin. WSCHR., 617, 1-60.

1938. STRONG, M. T. et HILL, R. T. *Androgenic hormone of mouse ovaries not identical with testosterone propionate (Oreton).* Anat. Rec., 70, suppl. 76.

1947. TAILLARD, W. et VEYRAT, R. *Surrénale et masculinisation par l'urine de Femme enceinte (U.F.E.).* Rev. Suisse Zool., 54, 553-572.

1939. TURNER D. et BURCKHARDT, W. L. *Andromimetic effect of estrogen upon the clitoris of the Rat.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 42, 267.

1940. —— *The influence of testosterone propionate upon sexual differentiation in genetic female Mice: post natal androgen alone and in combination with prenatal treatments.* J. exp. Zool., 83, 1-31.

1939. UOTILA, U. U. *The masculinizing effect of some gonadotropic hormones on Pullets compared with spontanous ovariogenic virilism in Hens.* Anat. Rec., 74, 165.
1936. WELLS, L. J. *Effects of oestrin injections on accessory reproductive organs of the male ground squirrel* (Citellus tridecemlineatus). Anat. Rec., 64, 475-497.
1946. —— *Effects of androgens upon reproductive organs of normal and castrated fetuses with note on adrenalectomy.* Proc. Soc. exp. Biol. & Med., 63, 417.
1937. WITSCHI, E. *Quantitative relationships in the induction of sex-differentiation and the problem of sex reversal in parabiotic Salamanders.* J. exp. Zool., 75, 313-373.
1939. —— *Modification of development of sex.* in « Sex and Internal Secretions », Williams & Wilkins Co. Ba.
1942. —— et MENGERT, W. F. *Endocrine studies on human hermaphrodites and their bearing on the interpretation of homosexuality.* J. clin. Endocrin., 2, 279-286.
1935. WOLFF, E. *Sur l'action de l'hormone mâle (Androsterone) injectée à l'embryon de Poulet. Production expérimentale d'intersexués.* C. R. Soc. Biol., 120, 1312-1314.
1935. —— *Interprétation des résultats obtenus au cours des expériences d'injections d'Androstérone synthétique aux embryons de Poulet.* C. R. Soc. Biol., 120, 1314-1316.
1938. —— *Sur l'existence d'hormones intermédiaires susceptibles de masculiniser des femelles et de féminiser des mâles chez l'embryon de Poulet.* Ibid., 128, 420-422.
1938. —— *L'action des hormones sexuelles sur les voies génitales femelles des embryons de Poulet.* Trav. Station Zool. Wimereux, 12, 825-840.
1946. —— *Les Changements de Sexe.* Paris, Gallimard.
1947. —— *Essai d'interprétation des résultats obtenus récemment chez les Vertébrés sur l'intersexualité hormonale.* Experientia, 3, 7-25.
1935. —— et GINGLINGER, A. *Sur la transformation des Poulets mâles en intersexués par injections d'hormone femelle (folliculine) aux embryons.* Arch. Anat. Hist. & Embryol., 20, 219-279.
1937. —— et WOLFF, E. *L'action de différentes substances du groupe de l'Androstérone sur les organes génitaux de l'embryon de Poulet.* C. R. Soc. Biol., 124, 367.
1926. ZAWADOWSKY, M. M. *Bisexual nature of the Hen and experimental hermaphroditism in Hens.* Biologia Generalis, 3, 129-170.

Tome 55, N° 29. — Décembre 1948

Résultats des Missions scientifiques suisses en Angola

Coléoptères d'Angola

Phytophaga, Chrysomelidae et *Halticidae*

par

Jan BECHYNE
Prague.

Avec 6 figures dans le texte.

J'ai reçu de M. le Dr A. Monard les matériaux des Chrysomélides capturés au cours de ses expéditions en Angola. J'ai joint à la liste et aux descriptions de formes nouvelles diverses notes systématiques sur d'autres Chrysomélides africains.

Je suis heureux de dédier un nouveau genre et une espèce nouvelle à M. le Dr A. Monard dont les récoltes ont bien enrichi nos connaissances sur la faune de l'Afrique du Sud-Ouest [1].

La tribu des *Chrysolinini* (caractérisée par les épipleures ciliés au bord interne, au moins dans la moitié postérieure) est relativement mal représentée dans la région éthiopienne. A côté des *Polysticta*, des *Naluhia* et du genre *Monardita*, il ne reste que très peu d'espèces du genre *Chrysolina*, qui sont tantôt voisines des groupes paléarctiques (par exemple *Chr. americana* L. au *Chr. superba* Thunbg., *Chr. bicolor* F. au *Chr. metallica* Deg., etc.), tantôt forment des groupes tout à fait spéciaux pour la faune de l'Afrique. Les *Naluhia* forment un sous-genre ayant des caractères absolument exceptionnels, qui ne se retrouvent pas chez d'autres *Chrysomeloidea*.

[1] M. le professeur L. Burgeon a publié la revision des vrais Chrysomélides du Congo belge. Cette belle étude remplace les publications anciennes. Il l'a accompagnée de tableaux synoptiques modernes (Rev. Bot. Zool. Afr., 35, 1941, pp. 180-217).

La position des *Polysticta* me semble être douteuse. Ceux-ci ont quelques caractères (surtout la conformation des palpes maxillaires) de la tribu des *Barymelini*, tandis que tous les autres sont ceux des *Chrysolina*. Les espèces paléarctiques voisines de *Chr. numida* Reiche, se rapprochent beaucoup des *Polysticta*.

Genre *Monardita* n. gen.

Monardita est nettement caractérisé parmi les autres *Chrysolinini* par les épipleures des élytres, verticaux en avant (ce qui rappelle beaucoup les *Paropsini* de la région indo-australienne) et ciliés au bord interne sur toute leur longueur. De plus, le mésosternum est très court, un peu couvert par la saillie intercoxale du métasternum. L'aspect général rappelle le *Chrysolina cerealis* subsp. *opulentiformis* Bech. des environs de Trieste. Les trois espèces connues vivent exclusivement dans la région éthiopienne.

Génotype: *Chrysomela opulenta* Reiche.

Toutes les espèces sont métalliques. Tête munie de forts calus antennaires, les sillons peu distincts (sauf les oculaires). Antennes très brèves. Prothorax transversal, plus long au milieu que sur les côtés. Elytres ponctués sans ordre, plus larges que le pronotum, à épipleures très larges en avant. L'organe copulateur du mâle présente peu de variation dans une même localité, mais peut varier sensiblement d'une localité à une autre.

1. *Monardita opulenta* Reiche.

Long. 8-12 mm. Dessus (sauf parfois l'avant-corps) brillant. Elytres avec l'impression posthumérale indistincte. Mésosternum visible. La ponctuation du pronotum est beaucoup plus fine que celle des élytres.

1. *M. opulenta* Reiche s. str. (*reichei* Vogel, *ponderosa* Gerst., *sansibarica* Harold). — Décrit d'Abyssinie.

Taille grande (9-10 mm.), un peu allongée, élytres unicolores, verts, plus ou moins teintés de pourpre, assez finement ponctués, points libres, intervalles plans, même sur les côtés. Tête et prothorax très finement ponctués, les grands points latéraux de ce dernier confluents, les bords latéraux fortement arrondis. Un peu variable suivant les localités:

Erythrée: Un peu plus grand (10-11 mm.) et plus densément ponctué.

Uganda, Kenya et Usambara: Les côtés latéraux des élytres plus densément ponctués que le disque.

Tanganyika, Nyassa, Mozambique, parties orientales des deux Rhodesia et du Transvaal: Pronotum beaucoup plus fortement ponctué sur le disque, tandis que les élytres ont la même sculpture que les exemplaires du Kenya.

II. *M. opulenta* subsp. *cupreolineata* Weise. — Du littoral du Tanganyika (Lindi, etc.); la ponctuation du dessus est beaucoup plus forte, mais celle des élytres à peine confluente. Les élytres sont verts, chacun orné de 5 bandes longitudinales pourprées. Côtés du pronotum moins arrondis.

III. *M. opulenta* subsp. *obesa* Vogel. — Rhodésie du Nord, Sud du Congo belge, Vallée du Quango. Voisin du précédent, différant par la ponctuation des élytres (qui sont unicolores, bronzés) plus forte, avec les intervalles un peu inégaux. Long. 8-8,5 mm.

IV. *M. opulenta* subsp. *caffra* Thunbg. — Damaraland, Angola. Ponctuation extrêmement forte, intervalles élytraux inégaux. Long. 8-9 mm.

M.S.S.A.: Kakindo, oct. 1928; Vila da Ponte [1], déc. 1928 (6 et + ∞ exemplaires).

V. *M. opulenta* subsp. *gabonensis* Vogel (*semiviolacea* Jacoby). — Gabon, Cameroun. Forme voisine de la forme typique, plus grande (10-12 mm.), élytres plus finement ponctués, un peu rugueux sur les côtés, d'un beau violacé brun. L'exemplaire du Cameroun, communiqué généreusement par M. le Dr G. E. Bryant du British Museum, m'a persuadé de l'identité de *Chr. semiviolacea* et de *M. gabonensis*.

VI. *M. opulenta* subsp. *tieutaini* Fairm. — Nigeria (co-types au Muséum National de Prague), Togo. Dessus plus fortement ponctué que le précédent, plus petit (8-9 mm.) et vivement violacé

---

[1] Cette espèce a fait, en décembre 1928, une apparition massive à Vila da Ponte, envahissant les cultures et provoquant de grands dégâts. Un indigène, un jour, a apporté au Dr Monard, une calebasse pleine de ces Chrysomèles, qu'il avait capturées dans son champ.

aux élytres. La ponctuation du disque des élytres sensiblement plus éparse.

Les exemplaires de l'Afrique centrale me sont restés inconnus, sauf 4 spécimens de l'Ouganda-Chari (Fort-Crampel) qui sont extrêmement semblables au *tieutaini* chez les mâles, mais l'autre sexe est plus robuste (10-10,5 mm.) et rappelle la forme typique, étant plus fortement ponctué sur les élytres. Le pronotum est presque dépourvu de ponctuation sur le disque.

2. *Monardita mulsa* Weise.

Long. 7-9 mm. Pronotum plus finement ponctué que les élytres. Ceux-ci à ponctuation éparse et assez forte, avec, derrière les épaules, une forte impression qui a une sculpture rugueuse disposée transversalement. Mésosternum à peine visible, couvert par la saillie intercoxale du metasternum. Elytres bronzés avec des bandes verdâtres mal limitées.

Les exemplaires de Bura (Kenya meridional) ont les élytres unicolores (bronzés) et la taille petite (environ de 7 mm.).

3. *Monardita sericea* n. sp.

Habitat: Natal (type, collection Achard, Museum National de Prague); Transvaal (paratype, la même collection).

Long. 9-9,5 mm.

D'un bronzé opaque. Tête finement ponctuée. Prothorax à ponctuation double, les points les plus grands subégaux, peu serrés sur le disque, ceux des côtés seulement un peu plus grands et serrés, à peine confluents, les intervalles très finement pointillés. Bords latéraux subparallèles, largement arrondis en avant. Elytres ponctués comme le disque du pronotum, les points plus fins et plus serrés vers le sommet et vers les côtés. Dessous brillant, abdomen un peu rugueux.

Diffère des deux autres espèces du genre par le dessus opaque et par la ponctuation des élytres peu différente de celle du disque du pronotum qui est double.

L'exemplaire de Tranvaal a les côtés des élytres plus brillants, et la ponctuation du pronotum est un peu plus fine.

Genre *Chrysolina* Motsch.

Les espèces paléarctiques de ce genre, qui sont nombreuses, se divisent en plusieurs sous-genres dont la position systématique est très mal connue (cf. WINKLER, Collection Catal.). On connaît deux sous-genres propres à la faune africaine *(Polysticta* et *Naluhia)*.



FIG. 1. *P. clathrata* Clark.

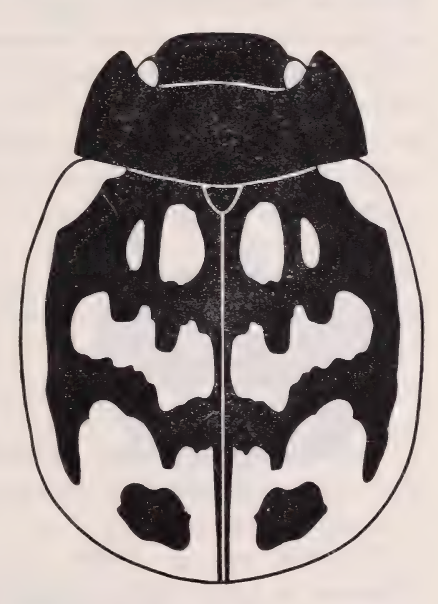


FIG. 2. *P. haemograpta* n. sp.

Le reste présente à peine les caractères des groupes paléarctiques sauf exceptions très rares.

Subg. *Polysticta* Hope.

1. *Polysticta haemograpta* n. sp.

Habitat: Cap de Bonne-Espérance (typus, collection ACHARD, Muséum National de Prague).

Long. corps 7,5 mm.

Semblable à *P. clathrata* Clark; il en diffère par la taille beaucoup plus allongée (comme chez le *P. revestita* Vogel), par les côtés du pronotum presque rectilignes et par la ponctuation obsolète sur les intervalles des élytres.

Noir, légèrement bronzé, tête, prothorax et écusson verts, la base des antennes et les trois derniers segments abdominaux à côtés rouges, tarses d'un brun de poix, élytres noirs, ornés de taches rougeâtres.

Tête opaque, à ponctuation fine et éparse (plus dense sur le clypeus), les sillons distincts. Prothorax ayant sa plus grande largeur à la base, rétréci en avant, à bords latéraux très peu arrondis, angles antérieurs largement arrondis, les postérieurs presque droits. Disque partout finement pointillé et réticulé, opaque; les points sont grands, très épars sur le disque, plus grands et confluents sur les côtés, laissant un callus latéral assez étroit et dépourvu de sculpture. Elytres brillants, régulièrement striés-ponctués, les points à peine plus forts en avant sur les côtés (chez *P. clathrata*, ils sont bien plus profonds), diminuant vers le sommet. Intervalles indistinctement pointillés. Métasternum presque lisse, abdomen et épisternes métathoraciques fortement ponctués.

2. *Polysticta burgeoni* n. sp.

Habitat: Congo belge: Elisabethville, 1912 (Dr Bequaert type, collection Achard, Muséum National de Prague).

Long. 7 mm.

L'espèce que je dédie à M. le professeur L. Burgeon (Muséum du Congo belge), rappelle un peu le *P. hebe* Clark, par les séries longitudinales de points des élytres, un peu irrégulières sur le disque, et par le système de coloration, mais elle en diffère nettement par la ponctuation des élytres beaucoup plus forte, par le dessus opaque, par la taille sensiblement plus grande, par la tête dépourvue de sillons distincts, sauf les oculaires qui sont raccourcis et peu profonds et ceux du clypéus marqués seulement aux côtés en avant; en outre par les bords latéraux du pronotum très fortement arrondis.

Noir, antennes et jambes en partie brunâtres. La tête ornée d'une petite tache rougeâtre sur le vertex, opaque, très finement et assez éparsément ponctuée. Pronotum très large, ayant sa plus grande largeur avant la base. Bords latéraux fortement arrondis, disque très finement, les côtés très grossièrement ponctués, laissant un calus latéral étroit sans ponctuation. Ecusson grand. Elytres fauves, ornés de taches noires un peu moins opaques que

le prothorax, très fortement ponctués-striés, les stries 1-5 (sauf la scutellaire raccourcie) irrégulières vers le milieu, intervalles lisses; l'intervalle marginal dilaté, presque aussi large que les deux précédents réunis. Abdomen et épisternes méta-thoraciques distinctement ponctués. Epipleures et ligne marginale brunâtres au sommet.

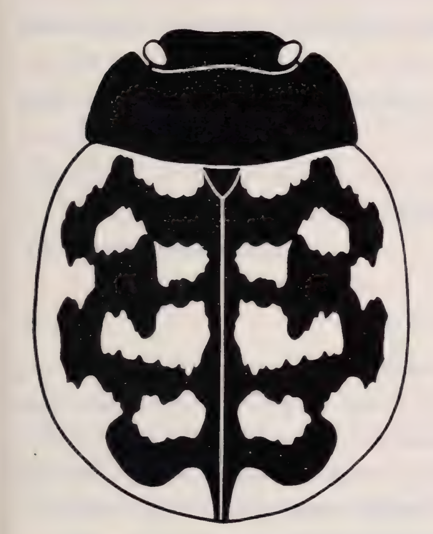


FIG. 3. *P. Burgeoni* n. sp.

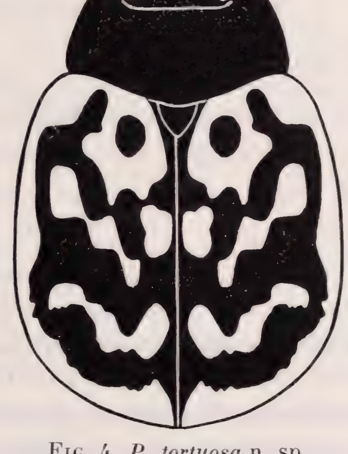


FIG. 4. *P. tortuosa* n. sp.

3. *Polysticta tortuosa* n. sp.

Habitat: Angola, M.S.S.A.: Sangévé, févr. 1933 (série typique, 11 exemplaires); Kalukembé, déc. 1932 (2 exemplaires, paratypes).

Long. 5-6 mm.

Voisin de *P. hebe* et du précédent; en diffère par la taille plus petite et surtout par les élytres très régulièrement ponctués.

D'un noir verdâtre, tête prothorax et écusson d'un vert bronzé, antennes brunes, plus sombres vers l'extrémité, élytres fauves (dorés chez les spécimens vivants), ornés de taches noires (cf. fig. du type) assez variables.

Tête densément ponctuée, les sillons peu marqués, labrum brun. Prothorax presque trois fois aussi large que long, ayant sa plus grande largeur avant la base; côtés faiblement arrondis vers le milieu, convergents en avant. Surface densément et finement ponctuée, les intervalles opaques (réticulés) et pointillés, les grands

points latéraux peu confluents, le calus latéral étroit, lisse, très brillant. Ecusson grand. Elytres assez faiblement et très régulièrement striés-ponctués, les séries latérales plus profondes en avant, la ponctuation diminue graduellement vers le sommet. Dessous assez fortement ponctué, ponctuation du métasternum plus éparse et beaucoup plus fine.

Il existe une forme géographique qui diffère morphologiquement de l'espèce-type.

1. Intervalles des stries des élytres pointillés, plus fortement chez le mâle . . . . forme typique.
2. Intervalles presque entièrement dépourvus de ponctuation. — Quango (Mechow, collection ACHARD, Muséum National de Prague, 2 exemplaires) . . . ?subsp. *quangoensis* nov.

Subg. *Naluhia* nov.

Dernier article des palpes maxillaires court et dilaté (ce qui l'éloigne des *Polysticta*), sillons oculaires se prolongeant jusqu'aux côtés du clypéus. Caractère secondaire: coloration très particulière (sans tenir compte des variétés). Les élytres sont couverts (sur un fond rouge) de taches obscures rondes, irrégulièrement disposées, souvent confluentes et absolument asymétriques.

Type du sous-genre: *Chrysomela confluens* Gerst.

Naluhi — nom d'une fille dans les fables des Nègres.

TABLEAU SYNOPTIQUE DES ESPÈCES DU SOUS-GENRE *Naluhia*.

Toutes les espèces sont rouges ou testacées, antennes vers le sommet et les pattes ordinairement noires, prothorax orné de 6 taches assez petites, 4 situées transversalement au milieu, une médiane au bord antérieur, une correspondante avant l'écusson qui est toujours noir. Le nombre de ces taches est parfois réduit. Elytres varicolores, ponctués-striés. Les épisternes métathoraciques sont toujours opaques et noirs. Toutes les espèces sont ailées quoique le calus huméral des élytres soit fort peu élevé.

1 (14). Séries de points des élytres simples, non dédoublées.

2 (3). Elytres (avec les épipleures) entièrement d'un beau vert métallique teinté de cuivreux.

Brillant, tête et prothorax un peu opaques, pattes et taches du pronotum vertes. Tête éparsément ponctuée, les sillons oculaires profonds. Prothorax trois fois aussi large que long, à côtés faiblement arrondis, peu rétréci en avant, assez fortement ponctué, muni sur les côtés de points grands. Elytres fortement striés-ponctués, séries internes confuses avant le sommet, intervalles brillants, pointillés, intervalle marginal un peu dilaté, presque entièrement dépourvu de ponctuation. Abdomen à ponctuation très éparse. Long. 8,5 mm.

Habitat: Tanganyika (collection Achard, Muséum National de Prague, 2 individus) . . . . *Chr. exaequata* n. sp.

3 (2). Elytres ayant au moins les bords latéraux et les épipleures rouges.

4 (11). Les points des séries élytrales égaux, dépourvus de gros points.

5 (8). Pattes noires. Séries de points très fins aux élytres, même peu distincts.

6 (7). Points des séries obsolètes dans la moitié postérieure des élytres. Dessus très opaque, soyeux.

Tête éparsément mais assez grossièrement ponctuée. Prothorax à côtés arrondis au quart antérieur, finement et éparsément ponctué sur le disque, gros points latéraux peu nombreux, calus latéral un peu élevé près de l'angle postérieur; orné seulement de 4 taches transversales. Elytres très opaques, intervalles à ponctuation microscopique très fine, même sur l'intervalle marginal qui est un peu plus large que le précédent. Long. 7,5-8 mm. . . . *Chr. pura*.

1. Pronotum à côtés rectilignes, subparallèles, arrondi au quart antérieur (*Chr. marshalli* Jac.) . . . . *pura* Weise s. str.
   Habitat: Mozambique, Rhodésie.
   a) Elytres entièrement rouges . . . . . . forme typique.
   b) Elytres verts, à bord latéral rouge, interrompu par quelques taches vertes . . . . ab. *filosa* n. ab.
2. Pronotum plus convexe à côtés latéraux arrondis. Coloration comme chez ab. *filosa*, pronotum parfois orné seulement de deux taches verdâtres discales . subsp. *occidentalis* nov.
   Habitat: Angola, Cameroun, Congo belge.
   M.S.S.A.: Tchitunda, janv. 1929 (3 exemplaires inclu le type).

7 (6). Elytres finement, mais distinctement ponctués jusqu'au sommet, plus luisants.

Très semblable au précédent, dont il diffère par les côtés du pronotum arrondis et par les intervalles élytraux assez fortement et beaucoup plus éparsément pointillés et par la taille sensiblement allongée. Séries de points 5-7 peu régulières près du milieu. Coloration comme chez ab. *filosa*. Long. 8-9 mm.

Chr. plagidorsis Achard.

Habitat: Congo belge (type au Muséum National de Prague).

Cette espèce pourrait être considérée comme une variété de *Chr. confluens*; elle en diffère par la ponctuation très fine des élytres qui sont assez opaques, et par la coloration. De plus, elle habite les mêmes localités que *Chr. confluens* sans présenter de formes de passage.

8 (5). Séries de points des élytres très fortes, intervalles parfois légèrement convexes. Pattes rouges.

9 (10). Points des séries élytrales serrés, non fovéiformes. Pronotum ordinairement avec toutes les 6 taches. Espèce très variable. Long. 7,5-9 mm. . . . . *Chr. confluens*.

1. Dessus assez opaque, intervalles élytraux sans ponctuation, taches grandes et confluentes en bandes irrégulières transversales (*Chr. simonsi* Baly; *dilacerata* Ancey)
   confluens Gerst. s. str.
   Habitat: Mozambique, Tanganyika, Nyassa, Rhodésie du Sud.

2. Dessus plus brillant, intervalles élytraux pointillés, taches bleues ou vertes moins grandes, peu confluentes, plus nombreuses (*Chr. adspergata* Vogel). subsp. *nigrosignata* Clark.
   Habitat: Kenya, Oubangui-Chari, Congo belge, Rhodésie du Nord.

   a) Elytres avec les taches plus ou moins libres.
   nigrosignata forme typique.

   b) Elytres bleus ou verts, bords latéraux rouges, interrompus par des taches vertes . . ab. *conspergata* n. ab.

10 (9). Points des séries élytrales très grands et épars, ayant l'aspect de fovéoles, diminuant vers l'extrémité.

Prothorax avec 5 taches (l'antéscutellaire manquante), faiblement rétréci en avant. Elytres bleus, à la base étroitement, aux côtés largement rouges, la marge rouge dilatée en arrière et ornée de petites taches nombreuses bleues. Long. 8-9 mm.

Chr. orthostigma n. sp.

Habitat: Tanganyika: Lindi (collection ACHARD, Muséum National de Prague, 2 exemplaires).

11 (4). Les points des séries des élytres inégaux, mêlés de petites fovéoles éparses. Pattes noires.

12 (13). Elytres opaques. Long. 7-8 mm.

Chr. maculatissima.

1. Intervalles élytraux sans ponctuation; élytres rouges, ornés de nombreuses taches bleuâtres

   maculatissima Achard s. str.

   Habitat: Congo français (type au Muséum National de Prague).

2. Intervalles élytraux ponctués, ponctuation du dessus plus forte. Décrit de Ruanda . . . . subsp. *verhulsti* Burgeon.

   Habitat: Nyassa, Congo belge, Angola.

   M.S.S.A.: Kasinga, juin 1933, 2 exemplaires; Kuvangu mai 1932, et 1936 (à un exemplaire).

   Cette forme a été décrite comme une sous-espèce de *Chr. confluens* de Ruanda. Mon exemplaire de Nyassa s'accorde parfaitement avec la description originale, mais d'autre part, il est beaucoup plus voisin du *maculatissima* par la ponctuation mélangée des séries élytrales que du *confluens*. Les exemplaires de l'Angola sont un peu moins fortement ponctués. Je reconnais deux formes de coloration:

   a) Elytres verts, avec les côtés largement, la base étroitement rouges, la marge latérale ornée de taches verdâtres. Chez les exemplaires de l'Angola, la base est entièrement verte . . . . *verhulsti* forme typique.

   b) Elytres entièrement rouges . . . ab. *nigriscutis* n. ab.
   M.S.S.A.: Angola, Vila da Ponte, 1939, 1 exemplaire.

13 (12). Elytres brillants, intervalles fortement et densément ponctués. Taches verdâtres petites et très nombreuses. Long. 6,5-8,5 mm. . . . . *Chr. nigromaculata* Quedf.

Habitat: Angola, Congo belge, Gabon, Bechuanaland.

14 (1). Séries de points des élytres dédoublées, moins régulières. La coloration rappelle exactement le *Chr. confluens* subsp. *nigrosignata*, mais les pattes et le sommet des antennes sont noirs. De plus, l'espèce diffère de toutes ses congénères par le pronotum dépourvu de grands points sur les côtés, qui sont fortement arrondis.

Peu brillant, tête finement et peu densément ponctuée. Prothorax ayant sa plus grande largeur avant le milieu, presque entièrement dépourvu de ponctuation, quelques points médiocres se trouvent sur la tache discale externe et près des angles postérieurs dans une petite impression basale. Elytres finement acervato-ponctués, intervalles vaguement striolés transversalement et faiblement pointillés, l'intervalle marginal relativement étroit et sans aucune sculpture. Les taches verdâtres n'ont au milieu aucun grand point (comme chez *Chr. confluens*). Abdomen assez densément ponctué, fémurs rougeâtres au milieu. Long. 8-8,5 mm.

Chr. acervata n. sp.

Habitat: Bas Congo (Muséum National de Prague, 2 exemplaires).

Toutes les espèces de ce sous-genre sont sensiblement variables suivant les localités. L'espèce suivante a tous les caractères de ce sous-genre, sauf la coloration:

Naluhia fossulifera n. sp.

M.S.S.A.: Elende, nov. 1932 (type); Bimbi, oct. 1932 (paratype).

Long. 7-7,5 mm.

Rappelle beaucoup *Chr. maculatissima* par les points des séries élytrales mêlés à des fossettes éparses; il en diffère par la coloration du dessus qui est entièrement bronzée sauf le labrum et la base des antennes qui sont bruns, et par la ponctuation sensiblement plus forte du dessus.

Dessus opaque, tête à ponctuation fine et éparse comme le disque du pronotum. Celui-ci a les côtés presque rectilignes, faiblement rétrécis en avant, largement arrondis au quart antérieur, la ponctuation grossière se trouve sur les côtés et près des angles postérieurs vers la base. Elytres régulièrement striés-ponctués, les

séries interrompues par de grands points fovéiformes, épars; intervalles pointillés, même l'intervalle marginal qui est plus large que le précédent et un peu plus brillant. Dessous avec les épipleures beaucoup plus brillants, brun, pattes bronzées, épisternes métathoraciques noirs.

Les espèces suivantes ne peuvent être classées dans aucun des sous-genres connus. Elles forment probablement des groupes autonomes ayant peu d'analogie avec les formes des régions voisines.

Chrysolina ocelligera Clavareau.

M.S.S.A.: Bimbi, oct. 1932, 1 exemplaire.

L'espèce a été décrite et cataloguée par WEISE dans le genre *Ageniosa*. M. le professeur BURGEON (l. c. p. 184) a examiné les types de cette forme et il a trouvé que les caractères sont ceux de *Chrysolina*.

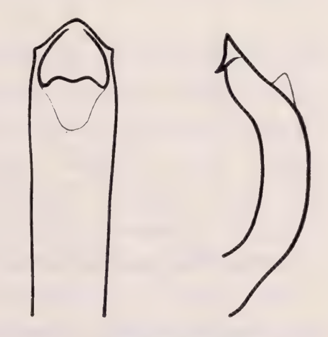


FIG. 5. Chrysolina ocelligera Cl.

Le spécimen de Bimbi diffère de la description originale (de deux exemplaires d'Umbugwé) par les élytres à ponctuation un peu plus fine que celle du pronotum. L'espèce rappelle le *Chr. hyperici* de notre faune. L'organe copulateur du mâle a une particularité: la dent figurée du côté latéral est en réalité une carène très aiguë, profondément émarginée au milieu, ce qui est bien visible vu de face.

Chrysolina katangana Achard, dont j'ai le type sous les yeux et qui est resté inconnu à M. BURGEON, n'est pas voisin de l'*ocelligera*, mais bien de *superba* Thunbg., ou *americana* L., dont il diffère par les séries géminées de points des élytres très profondes et extrêmement homogènes.

Chrysolina monardi n. sp.

M.S.S.A.: Elende, nov. 1932 (série typique de 3 exemplaires); Bimbi, août 1932 (2 paratypes).

Long. 10-12 mm.

Voisin de *Chr. spiloptera* Achard et de *Chr. saegeri* Burgeon; il en diffère par la taille bien plus grande, par les élytres sans taches pourprées et par le pronotum à ponctuation rugueuse.

Aptère, élytres soudés. Très convexe, bronzé, brillant. Tête convexe sur le front, vaguement ponctuée, ponctuation plus forte, rugueuse, confluente en avant et sur le clypéus. Antennes atteignant le premier quart des élytres, les deux premiers articles brunâtres, les cinq derniers dilatés. Prothorax plus de deux fois aussi large que long, ayant sa plus grande largeur avant le milieu, cordiforme, très fortement ponctué, plus densément sur les côtés, points plus ou moins confluents, intervalles inégaux, avec une faible microsculpture, déprimé longitudinalement près des bords latéraux. Elytres luisants, fortement et irrégulièrement ponctués, les bords latéraux lisses, avec cinq séries longitudinales de grandes fossettes. Celles-ci représentent, en réalité, les séries régulières normales: une série simple près de la suture (et une peu distincte scutéllaire, raccourcie) et huit séries discales extrêmement rapprochées par paires. Les fossettes sont très éparses. Dessous fortement, mais assez éparsément ponctué, métasternum très court, à peine plus long que le prosternum; épipleures sans sculpture. L'article unguinal des tarses est faiblement denticulé en dessous; tarses avec des brosses au-dessous des trois premiers articles, entières chez les femelles.

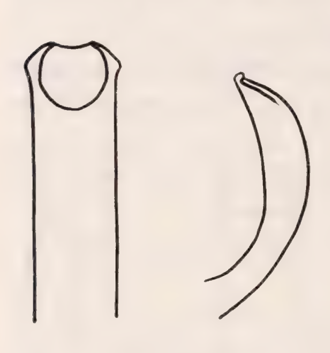


Fig. 6.
Chrysolina monardi n. sp.

Genre *Phaedonia* Weise.

Phaedonia areata Fabr.

La forme typique est répandue en Afrique occidentale; elle est très commune.

M.S.S.A.: Vila da Ponte, déc. 1928 (11 exemplaires); Kalukembé, août 1928 (1 exemplaire); Elende, nov. 1932 (4 exemplaires); Ebanga, nov. 1932 (2 exemplaires); Sangévé, févr. 1933 (2 exemplaires); Bimbi, oct. 1932 (1 exemplaire).

HALTICIDAE

Blepharida bimbiensis n. sp.

Habitat: Bimbi, août 1932, série typique: 4 exemplaires, Mission Scientifique Suisse en Angola, Dr A. MONARD.

Long. corp. ♂♂ 6-presque 7 mm.; ♀♀ 7-8 mm.

♀. Ferrugineux, labrum fauve, sommet des mandibules noir, prothorax avec les côtés et quatre séries longitudinales de taches fauves, dont les externes se composent de 3, les internes de 4 taches, et des autres taches disposées longitudinalement au milieu en avant. Ecusson testacé. Elytres d'un noir de poix, l'extrême base, les marges latérales et la suture en arrière étroitement et les épipleures d'un brun marron; intervalles (sauf le 4e et le 6e) ornés de taches fauves, confluentes et plus nombreuses vers les côtés; chacun des intervalles a 6-10 taches.

Tête opaque, finement réticulée, ponctuée près des yeux et au milieu, sillons longitudinaux arqués et peu profonds, antennes à articles 3-5 subégaux, les suivants moins longs. Prothorax à côtés presque rectilignes, faiblement retrécis en avant, sinués avant l'angle postérieur, angles antérieurs mucronés. Disque muni des sillons ordinaires: un transversal en avant, un longitudinal oblique, derrière les yeux, joint à un autre transversal se dirigeant vers les côtés au premier tiers, une impression fovéiforme à la base, correspondant au sillon longitudinal, un petit sillon transverse très raccourci avant l'écusson et un autre transversal situé immédiatement à la base, se prolongeant jusqu'aux angles postérieurs. La ponctuation est fine au milieu, forte sur les côtés, les taches fauves complètement dépourvues de ponctuation. Elytres ayant leur plus grande largeur avant le milieu, fortement striés-ponctués, les séries internes rapprochées un peu par paires, séries 4-7 irrégulières près du milieu, intervalles lisses, un peu convexes sur les côtés et en arrière. Dessous à pubescence dorée.

♂. Plus petit, 1er article des 4 tarses antérieurs sensiblement dilaté.

Voisin et très semblable au *Bl. guttulata* Baly; il en diffère principalement par le prothorax à côtés presque rectilignes avec les sillons beaucoup plus profonds, par les élytres à ponctuation peu régulière sur le disque et par l'organe copulateur du mâle qui

mesure à peine 3 mm., tandis que chez *Bl. guttulata* il a 4 mm. de longueur.

La deuxième espèce de ce genre capturé par M. le Dr A. Monard en Angola est le *Bl. ertli* Weise: Vila da Ponte, 12.1928 (23 exemplaires).

Tome 55, nº 30. — Décembre 1948

Copépodes, Syncarides et Isopodes des eaux phréatiques de Suisse

par

P. A. CHAPPUIS

(Sous-Directeur de l'Institut de Spéologie de l'Université de Cluj, Roumanie).

Avec 15 figures dans le texte.

Pendant les années 1943 à 1946 notre ami le Dr C. Walter de Bâle a exploré les eaux phréatiques des alluvions près des cours d'eau en beaucoup d'endroits de Suisse, afin de recueillir les Hydrachnelles de ce biotope nouvellement découvert et si intéressant. Il eut encore le temps de déterminer ses belles récoltes, et les résultats de ses recherches ont paru récemment [1].

La richesse en espèces nouvelles d'Hydrachnelles de son matériel laissait espérer qu'aussi dans les autres catégories, spécialement les Crustacés, se trouverait maint animal intéressant. Un des derniers actes de C. Walter fut de me confier la collection des Copépodes, Syncarides et Asellides. Elle se montra moins riche en découvertes que celle qu'il avait déterminée lui même, surtout en ce qui concerne les Copépodes. Toutefois, s'il n'y a aucune espèce nouvelle à signaler, quelques animaux rares ont été trouvés.

1. COPÉPODES

Des 112 sondages faits par Walter, 51 contenaient des Copépodes répartis en 2 Ordres, 16 genres et 24 espèces, dont voici la liste [2].

---

[1] Walter, Ch. Neue *Acari (Hydraclinellae, Torohalacaridae, Trombidiidae)* aus subterranen Gewässern der Schweiz und Rumäniens. (Verh. Natf. Ges. Basel, Bd. 48, 1947).

[2] Les nombres qui suivent le nom indiquent le nombre des localités où l'espèce fut trouvée.

Cyclopides

Eucyclops serrulatus (Fisch.). 4.
Paracyclops fimbriatus (Fisch.). 18.
Cyclops strenuus (Fisch.). 1.
Megacyclops viridis (Jur.). 1.
Acanthocyclops vernalis (Fisch.). 2.
Diacyclops bicuspidatus (Cls.). 1.
» *bisetosus* (Rehbg.). 5.
» *crassicaudis* (Sars). 3.
» *languidoïdes* (Lillj.). 12.
Cyclopides juv. 22.

Harpacticides.

Nitocrella hibernica (Brady). 3.
Canthocamptus staphylinus (Jur.). 1.
Attheyella crassa (Sars). 21.
Echinocamptus luenensis (Schmeil). 9.
Bryocamptus minutus (Claus). 5.
» *pygmaeus* (Sars). 15.
» *typhlops* (Mrazek). 7.
» *zschokkei* (Schmeil). 21.
» *cuspidatus* (Schmeil). 2.
Paracamptus Schmeili (Mrazek). 8.
Hypocamptus Brehmi (v. Douwe). 1.
Moraria brevipes Sars. 4.
» *Poppei* Mrazek. 3.
Epactophanes Richardi Mrazek. 2.

Les Cyclopides ne présentent qu'un médiocre intérêt. Toutes les espèces citées, exception faite de *Diacyclops languidoïdes*, sont des formes banales des eaux de surface qui se trouvèrent ou par hasard dans la nappe phréatique ou qui, comme *Paracyclops fimbriatus*, sont des espèces fouisseuses et par cela plus fréquentes. *Diacyclops languidoïdes* par contre est une forme des eaux phréatiques. Elle se trouve souvent dans les puits et est très rare dans les eaux de surface. C'est le seul Cyclopide troglobie qui fut récolté.

Une comparaison avec la faune des puits nous montre que différentes espèces qu'on aurait pu s'attendre à trouver, ne figurent pas dans la liste, c'est en premier lieu le cas pour *Acanthocyclops sensitivus* qui jusqu'ici n'a été cité que de puits forés dans les alluvions. Mais il s'agit peut-être d'une espèce spéciale à la plaine du Rhin en aval de Bâle. Il manque aussi les petits Cyclopides dégénérés des genres *Graeteriella* et *Speocyclops*. Les premiers, et spécialement *G. unisetiger* furent souvent trouvés dans des puits au nord du versant des Alpes.

Parmi les Harpacticides, *Canthocamptus staphylinus* et *Bryocamptus minutus* sont des habitants des eaux de surface et des hôtes très accidentels de la nappe phréatique. Des autres espèces *Attheyella crassa*, *Echinocamptus luenensis* et *Paracyclops Schmeili* sont des espèces fouisseuses que l'on rencontre souvent dans le limon des lacs et des sources. *Bryocamptus Zschokkei*, *B. typhlops*, *B. pygmaeus*, *B. cuspidatus*, *Moraria Poppei* et *brevipes* ainsi que *Epactophaues Richardi* sont toutes des formes qui habitent de préférence les mousses humides et mouillées. Ces espèces à grande répartition vivent donc dans les ruisseaux ou bien dans leur voisinage et, quand elles sont entraînées par une crue hors de leur habitat, il est aisé de comprendre qu'elles se réfugient dans les canaux étroits des alluvions. Toutes les espèces citées jusqu'ici ne présentent donc aucun intérêt particulier.

Deux autres espèces pourtant: *Nitocrella hibernica* et *Hypocamptus Brehmi*, méritent d'être signalées particulièrement. Les deux sont nouvelles pour la faune suisse. La première fut trouvée en trois endroits: dans la vallée de l'Inn à l'embouchure du Val Falun, au pied de la chute du Rhin à Neuhausen et au bord de l'Aar près de Turgi. L'espèce n'est pas troglobie, c'est même une des seules *Nitocrella* épigées et doit être considérée comme un rélicte des mers tertiaires entré dans les eaux douces et le chef de file de presque toutes les *Nitocrella* des eaux souterraines.

Comme je l'ai déjà signalé, les *Nitocrella* sont au fond des *Nitocra* qui ont, par leur passage en eau douce, perdu un plus ou moins grand nombre de soies et même d'articles à leurs pereiopodes. *N. hibernica* est l'espèce la moins évoluée. Les endopodites ont encore leur nombre normal d'articles, seules les soies des articles ont subi une réduction. L'espèce est largement répandue sur le continent européen, mais plutôt rare. On l'a signalée d'An-

gleterre, de France (source artésienne du Bois de Boulogne), Autriche (bras du vieux Danube près Vienne), Hongrie (Balaton), Yougoslavie (faune profonde des lacs d'Ochrida et Presba), Roumanie (delta du Danube) et récemment je l'ai trouvée dans la profondeur du Danube en dessus des Portes de Fer où elle vit dans les tubes de *Corophinus* (Amphipode) qui est lui aussi considéré comme rélicte tertiaire.

2. SYNCARIDES

Les récoltes de WALTER ne contiennent des Bathynelles que de trois localités. D'après mes expériences dans les eaux phréatiques de Transylvanie où, dans le haut Cris et Somes ces Crustacés peuvent être récoltés en grand nombre (CHAPPUIS 1944), ce résultat semble être maigre. Ceci d'autant plus que l'on savait que *Bathynella* existe non seulement au nord de la chaîne du Jura près de Bâle, mais aussi dans les eaux souterraines entre le Jura et les Alpes, où elle a été trouvée par DELACHAUX et moi dans une grotte des gorges de l'Areuse (Neuchâtel) et par KUENZI dans une conduite d'eau près de Schwarzenberg (Berne). On aurait donc pu s'attendre à trouver des Bathynelles dans les graviers des ruisseaux du Jura en abondance. Il n'est pas dit qu'elles n'y existent pas, mais en tout cas, s'il y en a, elles doivent y être rares.

Les endroits d'où WALTER a récolté ses Bathynelles sont fort intéressants. Ce sont: 1° bord de l'Aar près de Turgi (Argovie) le même lieu où fut trouvé *Nitocrella hibernica*; 2° delta de la Verzasca près Locarno, et 3° l'Inn près Samaden (Grisons). La première localité montre que notre animal n'existe pas seulement dans la grande nappe phréatique alsacienne du Rhin, mais aussi dans celle de l'Aar. Le second que *Bathynella* se trouve aussi sur le versant sud des Alpes et que l'on peut s'attendre à le retrouver sur tout le pourtour de la plaine du Pô. Le troisième endroit enfin est certainement le plus curieux et le plus inattendu. Samaden se trouve à une altitude de plus de 1700 m. dans la vallée de l'Inn. Or l'Engadine et surtout sa partie supérieure, a dû être pendant les périodes de glaciation remplie par un important glacier. Il est unanimement admis que *Bathynella* est un relicte très ancien de

la faune souterraine qui depuis bien longtemps a disparu de la faune épigée. Ceci est non seulement prouvé par sa distribution géographique qui s'étend de l'Angleterre à l'Espagne et de la Bohème à la Serbie, mais aussi par sa parenté avec les Syncarides fossiles du Perm et Carbone et les Syncarides vivant actuellement en Australie et en Tasmanie.

Nous ne savons pas quand *Bathynella* a peuplé le domaine souterrain, mais cela a dû avoir lieu avant la dernière période glaciaire. La colonie de Samaden a donc ou passé cette période enfouie sous une énorme masse de glace, ou bien alors colonisé la haute vallée de l'Engadine à une époque récente. Pour ceux qui connaissent cette vallée il semble impossible que des animaux si petits et si frèles aient pu remonter un fleuve si impétueux dont le cours est interrompu par un grand nombre de cascades; même en empruntant le chemin par la nappe phréatique, celle-ci devait être interrompu en maint endroit.



FIG. 1.
Bathynella Chappuisi Del. ♂.
Péreiopode 8.

Nous avons encore d'autres exemples de troglobies aquatiques habitant des localités qui furent recouvertes par des glaciers pendant une longue période. C'est par exemple le cas du *Niphargus* et du *Dendrocoelum infernale* qui se trouvent au fond du lac d'Oeschinen (1583 m.) dans l'Oberland bernois. Ce lac s'est formé récemment (postglaciaire) à la suite d'un éboulement qui barra la vallée. Les deux mêmes espèces se trouvent aussi dans le Hölloch près de Muotatal (Schwyz) 740 m.

Un seul mâle non adulte a été trouvé dans le matériel recueilli dans l'Aar près de Turgi. Celui de Samaden contenait quelques exemplaires juveniles. Dans les deux cas l'espèce n'a pu être déterminée avec exactitude, mais il semble qu'il s'agit de *Bathynella Chappuisi*. Dans le delta de la Verzasca par contre un mâle et six femelles adultes furent récoltés. D'après la conformation du péreiopode huit dans les deux sexes ce sont des *B. Chappuisi* DELACHAUX.

3. ISOPODES

Les Isopodes des eaux souterraines de Suisse appartiennent tous au genre *Asellus*. Ils ont été déjà étudiés à deux reprises. En 1879 H. Blanc publiait la description d'*Asellus Foreli* trouvé par Forel dans la profondeur du lac Léman. Il compare sa nouvelle espèce à *A. aquaticus* et *A. cavaticus* et arrive à la conclusion que *A. Foreli* ne peut descendre d'*A. aquaticus* puisque ce dernier n'a pas été trouvé dans la faune littorale du lac ou dans les cours d'eau environnants et qu'il n'a pas été trouvé non plus de forme intermédiaire établissant le passage direct de l'*A. aquaticus* à l'*Asellus* aveugle du fond du lac. D'autre part il constate qu'il existe des différences notables entre *A. Foreli* et *A. cavaticus;* « Les dimensions restreintes du corps, des antennes, la diminution en nombre des articles de ces dernières, ainsi que des organes olfactifs, voilà des caractères peu nombreux, cela est vrai, mais très importants. » Mais il n'est pas complètement certain de l'importance spécifique de ces différences, puisque quelque lignes plus bas il dit: « ... mais prenant avant tout en considération la constance des caractères énumérés plus haut... je me permet de faire de l'*Asellus* habitant notre lac une nouvelle espèce qui pourrait peut-être plus tard disparaître pour devenir une variété. »

L'autre étude sur les *Asellus* souterrains de Suisse est la monographie de Miethe (1899) sur l'*A. cavaticus* provenant d'un puits à Madretsch près de Bienne. Lui aussi compare ses exemplaires avec *A. aquaticus* et arrive à la conclusion qu'*A. cavaticus* et *A. aquaticus* représentent deux espèces distinctes.

Depuis lors tous les auteurs qui trouvèrent des *Asellus* en Suisse maintiennent ces trois espèces. Dans les eaux superficielles *A. aquaticus*, dans les puits et grottes *A. cavaticus* et dans la profondeur des lacs *A. Foreli*. C'est seulement en 1919 que les travaux comparatifs sur les Aselles d'eau douce reprirent. E. G. Racovitza montra alors que l'*A. aquaticus* n'était pas une espèce unique mais un nom collectif et, qu'en comparant surtout les pattes copulatrices des mâles d'*Asellus* provenants de différentes contrées, on pouvait distinguer deux lignées distinctes, l'une, celle d'*A. aquaticus* et l'autre celle d'*A. meridianus*. Tandis que la première n'est pour le moment représentée en Europe que par une seule espèce,

la lignée d'*A. meridianus*, rassemblée par DUDICH (1925) dans le sous-genre *Proasellus*, contient un grand nombre d'espèces, notamment toutes les espèces cavernicoles; donc aussi *A. cavaticus* et *A. Foreli.*

Les travaux de RACOVITZA sur les Asellides nous ont montré qu'ici aussi l'appareil copulatoire, dans ce cas le second pléopode du mâle, donne de très bons caractères distinctifs pour séparer les espèces et les lignées. Les Asellides constituent une très vieille famille qui depuis fort longtemps peuple les eaux continentales. Ils y ont subi les vicissitudes de notre continent, pendant une partie au moins de la période tertiaire. C'est pourquoi nous ne pouvons pas, sans un très grand matériel de comparaison, essayer de démêler leur histoire. Je me bornerai donc ici à la description des *Asellus* de la lignée de l'*A cavaticus* récemment trouvés en Suisse par C. WALTER et à une comparaison de ceux-ci avec *A. cavaticus* et *A. Foreli.*

A. cavaticus LEYDIG.

L'histoire de cet Asellus est assez compliquée. Le premier qui en parle est FUHLROTT qui trouva en 1849 dans un puits à Elberfeld un *Asellus* blanc et aveugle dont il donne une description très sommaire, qui est applicable à tous les *Asellus* souterrains, mais ne donne aucun nom. Plus tard LEYDIG (1871) et WIEDERSHEIM (1873) mentionnent l'espèce comme habitant la grotte de Falkenstein (Wurtemberg) et disent que des exemplaires ont été envoyés à SCHIÖDTE qui les décrira sous le nom d'*A. cavaticus.* En 1876 parut la description de ROUGEMONT de l'*Asellus Sieboldi.* C'est un premier essai d'une comparaison de l'*Asellus* aveugle des eaux souterraines avec *A. aquaticus*, la première description de l'animal accompagnée de figures. Plus tard LEYDIG (1878), FRIES et WEBER (1879) donnèrent de nouvelles descriptions, mais sans figures, de l'espèce qu'ils nommèrent *Asellus cavaticus* SCHIÖDTE in litt. Puis l'animal tomba dans l'oubli jusqu'à ce qu'en 1899 MIETHE publia sa monographie de l'*A. cavaticus* SCHIÖDTE in litt. teste LEYDIG (*As. Sieboldi* de ROUGEMONT).

En 1932 parut une révision des *Asellus* des musées allemands par STAMMER. Il examina entre autres des *Asellus* provenant de la Falkensteiner-Höhle collectionnés par FRIES et aussi des indi-

vidus de Münich recueillis par SIEBOLD. Il les compara a un *Asellus* aveugle de la nappe phréatique de Strasbourg et dit: « In dem mir vorliegenden Material sind ausgewachsen und gut erhalten nur die Tiere die ich der Freundlichkeit von Herrn L. HERTZOG, Strassburg verdanke. Ich kann bei den übrigen Tieren keine wesentlichen Unterschiede gegenüber diesen erkennen, so dass ich sie dieser Art zurechne. » Les animaux examinés par ROUGEMONT (Munich), LEYDIG, WIEDERSHEIM, FRIES et WEBER (Falkensteiner Höhle), s'ils ne sont pas identiques, appartiennent donc tous à un groupe de sous-espèces très proches parentes, qui comprend aussi le *A. cavaticus* de MIETHE autant que celui décrit en 1930 par TATTERSALL d'Angleterre, de REMY des eaux souterraines de Lorraine et autres localités en France ou de STROUHAL des environs de Vienne.

D'après les règles de la nomenclature « le nom adopté pour chaque genre et chaque espèce ne peut être que celui sous lequel ils ont été le plus anciennement désignés, à la condition, que ce nom ait paru dans une publication, accompagné d'une indication, d'une définition ou d'une description ». C'est LEYDIG qui en 1871 le premier cite le nom d'*A. cavaticus* et il donne comme indication et définition que c'est un *Asellus* aveugle qui vit dans les eaux souterraines de la Falkensteinhöhle. Si l'on admet que ces indication et définition sont suffisantes, c'est *Asellus cavaticus* LEYDIG que l'espèce doit être nommée; en tout cas pas *A. cavaticus* SCHIÖDTE cet auteur n'ayant jamais publié quoi que ce soit à ce sujet. Je crois qu'il est préférable d'accepter l'indication et définition de LEYDIG comme suffisante, car après lui WIEDERSHEIM (1873) et FRIES (1874) en parlent sans donner plus de détails et, si l'on n'acceptait pas LEYDIG comme auteur du nom, il faudrait donner la priorité à *Asellus Sieboldi* DE ROUGEMONT, ce qui aurait l'inconvénient de changer un nom déjà bien connu, contre un autre qui jusqu'ici n'était cité que comme synonyme. La question de savoir quel est le nom d'auteur qui doit suivre le nom de l'*Asellus cavaticus* est en soi de moindre importance, mais j'ai cru utile de tirer cette affaire au clair une fois pour toutes.

Mais il se montre maintenant une autre complication. Le type de l'*A. cavaticus* LEYDIG est, sans doute possible, l'espèce qui vit dans la grotte de Falkenstein. STAMMER a bien examiné des exemplaires provenant de cet endroit et constaté qu'il n'existait pas de différences fondamentales (wesentlich) entre eux et l'*A. cavaticus*

de Strasbourg; il doit donc exister de petites différences. Nous avons vu que l'espèce a une grande distribution géographique, il est non seulement probable mais certain, que les différentes colonies isolées géographiquement depuis très longtemps montreront entre elles des différences, de sorte que l'on sera obligé d'établir des sous-espèces. Nous connaissons déjà l'*A. cavaticus foreli* des profondeurs des lacs et dans les pages suivantes deux autres formes d'*Asellus cavaticus* involuées vont être décrites. Mais nous ne connaissons pas exactement la morphologie de l'espèce-type; toutes les descriptions qui la concernent, qu'elles soient de Leydig, Wiedersheim ou Fries, n'entrent pas dans les détails qui sont exigés aujourd'hui pour caractériser un *Asellus*. La forme typique n'étant pas connue et vu l'impossibilité actuelle de se procurer du matériel de comparaison de la localité-type, il ne reste aucune autre solution que de décrire aussi complètement que possible les *A. cavaticus* des autres endroits afin de pouvoir les comparer plus tard à ceux de la localité-type.

Depuis la monographie de Miethe, très peu de descriptions d'*A. cavaticus* ont été données. Les auteurs qui trouvèrent des *Asellus* cavernicoles dans les régions au nord des Alpes, se contentèrent de constater qu'ils étaient de couleur blanche et aveugles et les désignèrent comme *A. cavaticus*. La même chose se passa pour *A. Foreli* qui fut signalé de la profondeur du lac des Quatre-Cantons, de Brienz, Lugano, Constance, du Bourget et d'Annecy sans autre commentaire. En 1930 Tattersall donne une description détaillée d'un *Asellus cavaticus* provenant d'un puits à Ringwood (Hants) en Angleterre du Sud et en 1932 Stammer décrit un *A. cavaticus* de Strasbourg. Il constate qu'il n'existe que de très petites différences entre les individus anglais et ceux qu'il a examinés.

J'ai moi-même pu voir des *A. cavaticus* provenant des environs de Vienne et là aussi j'ai pu me persuader que les différences qui existent entre eux et celui décrit par Tattersall sont en effet si petites que nous sommes forcé d'admettre que *A. cavaticus* est une espèce à large distribution géographique qui jusqu'à nouvel ordre comprend le Sud de l'Angleterre, Belgique, France (Lorraine, Alsace, Jura jusqu'en Isère), Suisse, Allemagne (vallée du Rhin, Westphalie, Allemagne du Sud), et Autriche. Sa présence en Italie et Yougoslavie (Remy 1944, Wolf 1938) est très douteuse.

Les *Asellus* recueillis par WALTER proviennent de deux régions. 1° du Jura des environs de Bâle (Münchenstein et vallées près Grellingen) et 2° de la source de l'Orbe dans le Jura vaudois. Les individus des deux régions sont des *A. cavaticus*, mais ils se distinguent de la forme générale par des caractères involutifs si prononcés qu'il me paraît indiqué de les ranger dans des sous-espèces nouvelles.

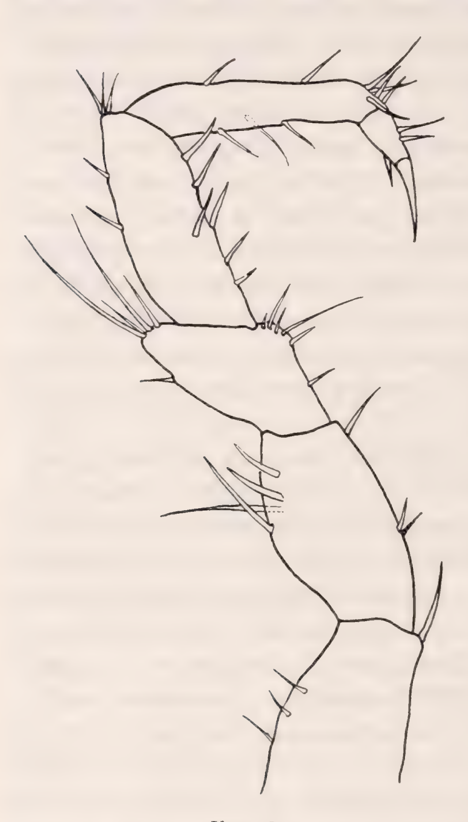


FIG. 2.
Asellus cavaticus Foreli Blanc ♂, 3,9 mm.
Péreiopode 4.

Aesellus cavaticus subs. *Foreli* BLANC.

Matériel étudié. Quelques mâles et femelles pris à une profondeur de 100 m. en face du port de Morges, lac Léman, localité-typique de cette sous-espèce [1].

Longueur moyenne de 4 mm. et 1 mm de large. Antennes I courtes, de 3 + 5 articles, les deux premiers du fouet sans bâtonnets sensitifs. Antenne II à peine aussi longue que la moitié du corps.

Lobe de la mandibule droite avec 10 tiges, l'apophyse dentaire apicale avec les 4 dents usuelles. Lobe de la mandibule gauche avec 8 tiges, les apophyses dentaires étroites avec 4 et 3 dents. Palpe élancé, au premier article 3 soies, au second un peigne composé de 4 tiges et au dernier article 7 tiges, toutes sur une rangée. Partie molaire bien développée. Maxilles I et II et maxillipède, sans différences notables d'avec *A. cavaticus*. Bord interne des maxillipèdes avec d'un côté 3 de l'autre 4 rétinacles.

[1] Je remercie M. le professeur R. MATTHEY de la Faculté des Sciences de Lausanne d'avoir bien voulu mettre ce matériel à ma disposition.

Péreiopode sensiblement comme chez *A. cavaticus*, pas de différences sexuelles au péreiopode 4 du mâle.

Penis bien développé. Pléopode I du mâle: Sympodite de forme trapézoïde, 1,4 fois plus long que large avec 2 à 4 rétinacles au bord interne. Exopodite de forme ovale, 1,6 fois plus long que le sympodite et deux fois plus long que large. Dans la seconde moitié

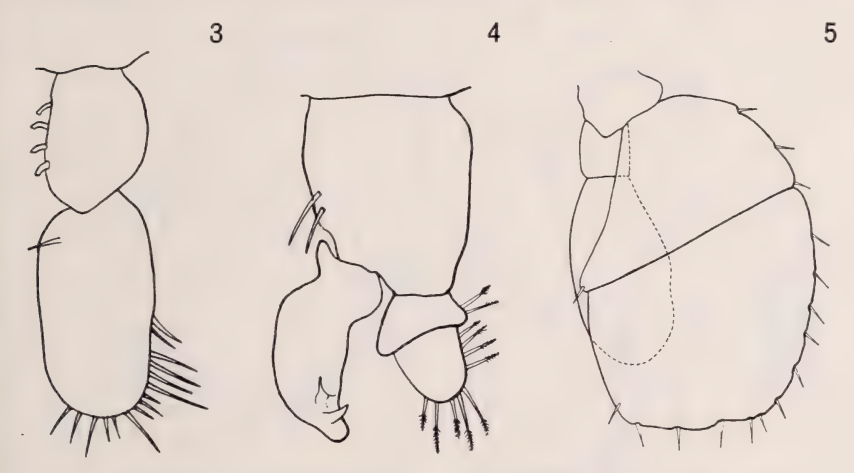


Fig. 3-5. — *Asellus cavaticus Foreli* Blanc ♂, 3,9 mm.
Fig. 3: Pléopode I. — Fig. 4: Pléopode II. — Fig. 5: Pléopode III.

du bord externe et au bord distal 14 à 15 soies. Une épine près de l'angle proximal interne.

Pléopodes II du mâle: Sympodite subquadrangulaire, environ 1,2 fois plus long que large, bord externe très légèrement convexe, bord interne presque droit avec deux tiges, angle externe et distal tronqué. Exopodite court 0,5 fois la longueur du Sympodite. Premier article s'élargissant du côté distal et débordant des deux côtés la base du second article. Au bord externe 1 à 2 tiges pennées. Le second article ressemble à un gland dans sa cupule. Son bord externe et le bord distal avec 7 à 9 tiges pennées et une zone ciliée au bord apical interne. Endopodite 2,25 fois plus long que large et 1,6 fois plus long que l'expodite. Apophyse de l'angle interne et proximal bien développée, l'angle externe et proximal bombé de sorte que le bord interne montre une cassure à angle presque droit à son premier tiers. Apophyse distale large, la fente sternale et le crochet sternal comme chez les autres *A. cavaticus*. Pléo-

pode II des femelles avec 4 tiges au bord externe. Pléopodes IV semblables dans les deux sexes.

Urosome de forme ovale, environ deux fois plus long que large. Telson arrondi, peu prononcé. Uropodes un peu plus longs que la moitié de l'urosome. Sympodite : exopodite : endopodite = 1 : 1,8 : 2.

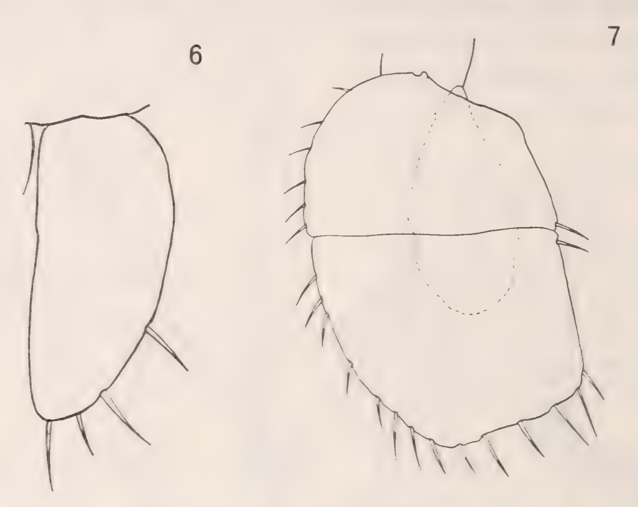


Fig. 6 et 7. — *Asellus cavaticus Foreli* Blanc ♀, ovig., 4,2 mm. Fig. 6 : Pléopode II. — Fig. 7 : Pléopode III.

Asellus cavaticus subsp. *walteri* n. ssp.

Matériel étudié : Kaltbrunnental près Grellingen : N° 36/943, beaucoup d'animaux en très mauvais état, il leur manquait presqu'à tous la tête ou le telson. Aucun n'a gardé ses pereiopodes. N° 38/943, 2 petits exemplaires en mauvais état. N° 11/945, 2 femelles ovigères dont une en bon état, 2 mâles jeunes et quelques embryons. N° 12/945, peu d'exemplaires très macérés. Aspgraben près Münchenstein, N° 6/945, 2 mâles en mauvais état, sans péreiopodes.

Dimensions : Type 1 mâle adulte mesurant 2,3 mm. provenant de Münchenstein. Corps 5,3 fois plus long que large, à bords parallèles. Coloration nulle. Tête un peu plus large que longue, lobe postmandibulaire peu saillant, arrondi, yeux nuls.

Antennes cassées à leur base, elles n'ont donc pu être examinées. Mandibules redressées, lobe de la mandibule droite avec 6 à 7 tiges, l'apophyse dentaire apicale relativement étroite avec 4 dents. Lobe

de la mandibule gauche avec 5 à 6 tiges. Les deux apophyses dentaires apicales étroites avec 4 et 3 dents. Palpe grêle, élancé, article 1 sans soies, le second article avec 3 à 4 tiges au lieu de brosse, toutes sur une rangée, le troisième article avec 4 à 6 tiges. La partie molaire bien développée.

Maxilles I et II et maxillipèdes sans différences notables d'avec

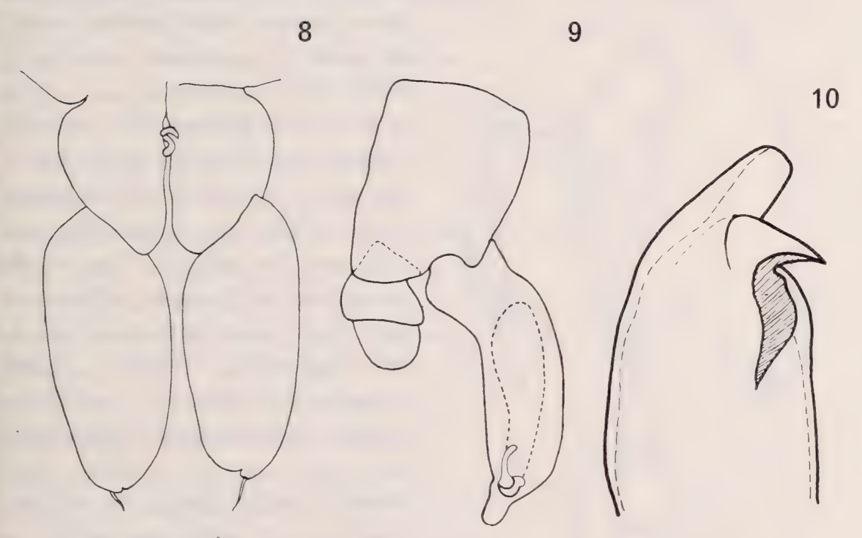


Fig. 8-10. — *Asellus cavaticus Walteri* n. ssp. ♂, 2 mm.
Fig. 8: Pléopode I. — Fig. 9: Pléopode II. — Fig. 10: partie distale de l'endopodite du pléopode II.

A. cavaticus. Lame interne de la seconde maxille avec 5 tiges; au bord interne des maxillipèdes 2 rétinacles seulement.

Les péreiopodes n'ont pu être observés chez les mâles; ceux des femelles analogues à ceux d'*A. cavaticus Foreli.*

Pénis bien développé.

Pléopode I mâle: Sympodite de forme triangulaire, le côté le plus court à la base, bord externe arqué, bord interne droit, 1,4 fois plus long que large. Appareil d'accrochage formé par un crochet de chaque côté. Exopodite de forme ovale, 2,44 fois plus long que large au milieu, 1,7 fois plus long et un pleu plus large que le sympodite. Au bord externe, à la fin du second tiers, un poil. Au bord apical un autre poil et quelques fois une petite encoche. A part cela tous les bords sont glabres.

Pléopode II du mâle: Sympodite subquadrangulaire, 1,25 fois plus long que large. Bord externe légèrement convexe, bord interne presque droit; angle interne et distal tronqué. Exopodite court, environ deux tiers du sympodite. Premier article à bord externe débordant un peu de sorte que tout le membre ressemble à un gland dont le fruit sort très peu de sa cupule. Article distal court, un tiers du premier article, à bord distal arrondi. Les deux articles sont glabres. Endopodite (organe copulateur) en forme de banane, 3,6 fois plus long que large et plus que deux fois plus long que l'exopodite. Une courte apophyse à l'angle interne et proximal. Angle externe et proximal légèrement bombé. Bords externes et internes parallèles jusque vers la pointe, légèrement recourbés vers l'exopodite. Apophyse distale longue et étroite, à sa base la fente sternale et le crochet sternal qui a la forme d'un bec d'oiseau de proie. Les autres pléopodes ne présentent aucune particularité spéciale sauf que l'exopodite du pléopode III ne porte aucune soie marginale.

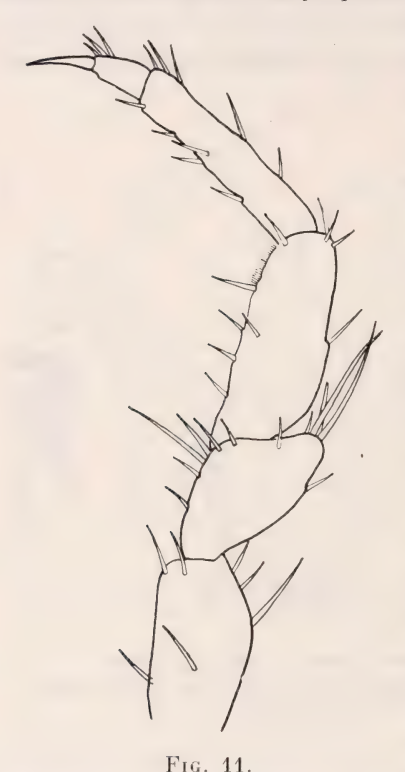


Fig. 11.
Asellus cavaticus Walteri n. ssp. ♀, ovig. 3 mm. Péreiopode 4.

Les uropodes sont inconnus.

Cette forme qui fut trouvée dans la nappe phréatique de l'Aspgraben près Münchenstein diffère des exemplaires récoltés dans la vallée de « Kaltbrunnental » près Grellingen, distante à vol d'oiseau d'environ 10 km. en quelques points. Ces derniers sont moins involués. Les différences se trouvent surtout aux pléopodes dans les deux sexes. Les péreiopodes qui ont pu être examinés ne diffèrent guère de ceux d'*A. Foreli* mais seulement les femelles ovigères du N° 11/945 avaient encore toutes leurs pattes. Chez les mâles aucun péreiopode 4 n'a pu être observé. Le pléopode I du mâle a un sym-

podite subquadrangulaire aussi large que long: l'exopodite aussi est plus trapu, seulement deux fois plus long que large, mais 1,8 fois plus long que le sympodite.

Il porte au bord distal 3 tiges.

L'exopodite du pléopode II porte à son premier article une soie au bord distal et externe et 3 soies au second. L'endopodite est un peu plus court et la partie convexe proximale du bord externe est un peu plus prononcée sans toutefois former un angle comme chez *A. c. Foreli.* L'exopodite du pléopode III avec 3 à 4 poils à son bord libre. Le pléopode II de la femelle 1,8 fois plus long que large, triangulaire à angle distal très arrondi. Des deux femelles ovigères l'une de 3 mm. n'avait aucune soie au bord libre de l'article, l'autre de 4 mm. en porte 4. Pléopode III avec exopodite de forme ovale, peu ou aucune soie au bord libre. Endopodite relativement petit.

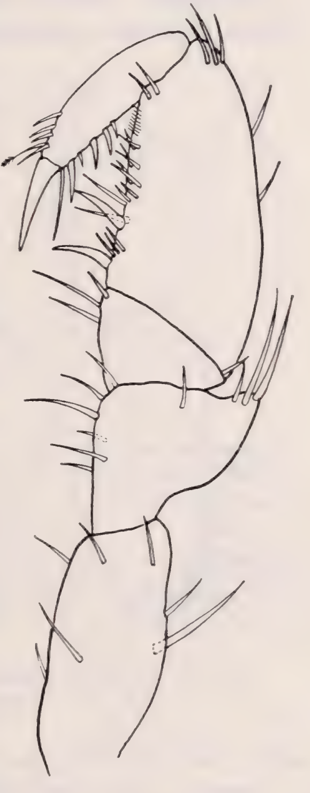


FIG. 12.
Asellus cavaticus valdensis n, ssp. ♂, 3,7 mm. Péreiopode 1.

Asellus cavaticus subsp. *valdensis* n. ssp.

Matériel étudié: Un mâle de 3,7 mm. provenant de la mousse qui pousse sur les pierres de la source de l'Orbe à sa sortie des rochers.

Antennes I de 3 + 6 articles, les deux premiers du fouet sans bâtonnets sensitifs. Antennes II inconnues.

Mandibule: Lobe de la mandibule droite avec 1 dent et 9 tiges, celui de la mandibule gauche avec 2 dents et 9 tiges. Palpe avec 4 tiges au second article et 7 au troisième, toutes sur une rangée.

Péreiopodes, sans différences notables avec *A. Foreli.*

Pléopode I: Sympodite de forme trapezoïde, bord interne 1,2 fois plus long que le bord externe; 1,6 fois plus long que large. Appareil d'accrochage formé par deux crochets d'un côté et deux de l'autre. Exopodite de forme ovale, 2,4 fois plus long que large.

Bord distal avec 4 courtes soies, bord externe avec, dans la seconde moitié, 13 tiges plus longues. Sur la face sternale, près de la base une tige moyenne.

Pléopode II: Sympodite subquadrangulaire, 1,4 fois plus long que large, bords internes et externes droits. Angle interne et distal tronqué.

Exopodite 0,6 fois plus court que le sympodite: le premier article à bords convexes qui s'élargissent dans la partie distale,

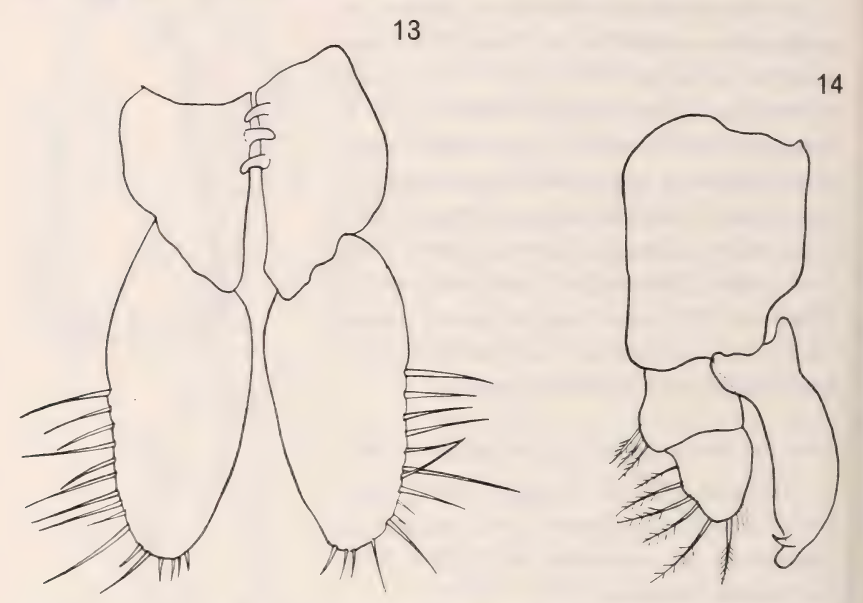


Fig. 13 et 14. — *Asellus cavaticus valdensis* n. ssp. ♂, 3, 7 mm.
Fig. 13: Pléopodes I. — Fig. 14: Pléopodes II.

avec 3 soies pennées au bord externe. Second article aussi long que le premier, de forme conique avec partie distale arrondie. Bord externe avec 5 soies pennées. Au bord distal une soie pennée et quelques cils.

Endopodite bananiforme, 3,6 fois plus long que large et d'un quart plus long que l'exopodite. Apophyse de l'angle interne et proximal peu développée, angle externe et proximal légèrement bombé. Partie distale de l'article légèrement plus large que la proximale. Apophyse distale longue, à bords parallèles, à sa base la fente sternale et le crochet sternal qui a la forme d'un bec d'oiseau de proie.

Pleopode III de forme subovale, exopodite avec suture distincte des deux articles. Le bord libre garni de courtes soies. Endopodite peu développé, à bords latéraux parallèles.

Uropodes inconnus.

Les deux Aselles décrites ci-dessus sont sans aucun doute des *Asellus cavaticus* qui ont, par dégénérescence, perdu à leur mandibules et pléopodes une partie ou le total de leurs tiges et soies. On pourrait peut être être enclin à croire que cela est seulement dû à leur mauvais état de conservation et qu'en réalité ces appendices étaient devenues glabres parce que tiges et soies avaient été cassées. Je ne crois pas que cela puisse être le cas, les tiges et soies observées étaient toutes beaucoup plus faibles que chez *A. cavaticus* et en plus chacun de ces organes, surtout ceux des bords des articles, sont placés dans un petit creux de la chitine de sorte que, quand ils manquent on peut facilement reconnaître leur emplacement. D'autre part aucun *A. cavaticus*, et j'en ai examiné de bien différentes provenances, n'a un endopodite du pléopode II mâle aussi long en comparaison avec son exopodite qu'*A. cavaticus Walteri.*

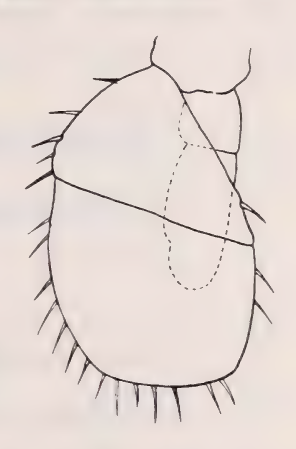


Fig. 15.
Asellus cavaticus valdensis n. ssp. ♂, 3,7 mm.
Pléopode III.

BIBLIOGRAPHIE

1879. Blanc, H. *Isopode aveugle de la région profonde du Léman. Asellus Foreli sp. nov.* Bull. Soc. vaudoise Sc. nat. Vol. XVI, 1879.

1944. Chappuis, P. A. *Die Grundwasserfauna der Körös und des Szamos.* Math. és Természettudományi Közlemények. Vol. XL.

1920. Delachaux, Th. *Bathynella Chappuisi n. sp., une nouvelle espèce de Crustacé cavernicole.* Bull. Soc. Neuchâteloise Sc. nat. T. XLIV.

1925. Dudich, E. *Systematische Studien an italienischen Aselliden.* Annales Mus. nat. Hungarici. Vol. XXII.

1874. Fries, S. *Die Falkensteiner Höhle, ihre Fauna und Flora.* Jahresb. Ver. Württ. 36.

1879. —— *Mitteilungen aus dem Gebiete der Dunkelfauna.* Zool. Anz. Bd. 2.

1919. Küenzi, W. *Ein neuer Fundort von Bathynella natans.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges., Lugano.

1871. Leydig, F. *Beiträge und Bemerkungen zur Württembergischen Fauna.* Jahresh. Ver. Württ. 27.

1878. —— *Ueber Amphipoden und Isopoden.* Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 30.

1899. Miethe, C. *Asellus cavaticus Schiödte. Ein Beitrag zur Höhlenfauna der Schweiz.* Rev. Suisse Zool. T. 7.

1919. Racovitza, E. G. *Notes sur les Isopodes. 1. Asellus aquaticus auct. est une erreur taxonomique. 2. Asellus aquaticus L. et A. meridianus n. sp.* Arch. zool. exp., N. et R. T. 58.

1944. Remy, P. *Notes faunistiques.* II. *Crustacés.* Bull. mens. Soc. Linn. Lyon. 13e année, No 5.

1876. Rougemont, Ph. de. *Etude de la faune des eaux privées de lumière.* Attinger, Neuchâtel.

1932. Stammer, H. I. *Zur Kenntnis der Verbreitung und Systematik der Gattung Asellus, insbesondere der mitteleuropäischen Arten (Isopoden).* Zool. Anz. Bd. 99.

1939. Strouhal, H. *Einige bemerkenswerte Vorkommnisse von Wirbellosen, besonders Isopoden in der Ostmark.* Festschr. Dr. E. Strand. Vol. V, Riga.

1930. Tattersall, W. M. *Asellus cavaticus Schiödte, a blind Isopod new to the british Fauna, from a Well in Hampshire.* Journ. Linn. Soc. Vol. 37.

1879. Weber, M. *Ueber Asellus cavaticus (As. Sieboldi).* Zool. Anz. Vol. 2.

1873. Wiedersheim, R. *Beiträge zur Kenntnis der Württembergischen Höhlenfauna,* Verh. Ges. Würzburg. N. F. 4.

1934-37. Wolf, B. *Animalium Cavernarum Catalogus.* W. Junk, s'Gravenhage.

Tome 55, nº 31. — Décembre 1948

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern.
Direktor: vormals Prof. Dr. med. H. Bluntschli.

Der praegravide Genitaltrakt und die Praeimplantation

von

Kurt FEREMUTSCH

Mit einer Tabelle, 21 Abbildungen im Text und Tafeln 2—4.

INHALTSVERZEICHNIS

EINLEITUNG [1]

Motto: Nur wem es gelingt, in einer grossen Mannichfaltigkeit der Phänomene das Urphänomen gewahr zu werden, ist geborgen.
Carl Gustav Carus, *Physis* 1860.

Es ist für den Naturforscher immer eine besondere Freude, wenn er in seiner Arbeit von der Fülle vieler Einzeltatsachen zu dem Wenigen und Typischen eines lebendigen Geschehens gelangen kann; und es wird sein Bestreben sein, einmal zu einer Gesamtschau seiner Ergebnisse zu kommen, sein Bemühen, die vielen kleinen und grossen Funde so zu ordnen, dass aus ihnen das Wesentliche sich auskristallisiert. Hat er dieses Wesentliche eines Naturphänomens erkannt, dann steht ihm des Weg offen, auch das Wesen diese Naturphänomens zu verstehen. Dieses aber steht über den sinnlich erfassbaren Erscheinungen; es ist in einem Bilde gleichsam zu schauen und kann nur verstanden und erlebt werden, wenn wir vom Schauen zum Anschauen weiterschreiten; wenn wir uns nicht nur an die tatsächlichen Befunde halten, sondern in ihnen das Symbolhafte zu erkennen vermögen. Die Deutung selber aber liegt nicht im Bereich des Sinnlich-Wahrnehmbaren. Sie ist gleichsam das Erlebnis selber, das Urbild, das einer lebendigen Naturerscheinung inhaerent ist und nun zur gedanklichen und ideellen Form werden will.

Mit diesen wenigen Voraussetzungen wollen wir an unsere Aufgabe herantreten, die Kennzeichen aufzusuchen, die die praeimplantive Phase am Genitale der Säugetiere charakterisieren. Im Verlaufe unserer Untersuchung hat sich nun herausgestellt, dass wir die praeimplantativen Veränderungen nicht genügend zu fixieren vermögen, wenn wir nicht auch die praegravide Umstellung, die das ganze Genitale erfasst, mit in den Bereich unserer Betrachtung hineinziehen. So lernten wir die praeimplantative von der praegraviden Phase als etwas Verschiedenes kennen und versuchten

[1] Das Manuskript der vorliegenden Arbeit wurde am 1. Oktober 1946 der hohen medizinischen Fakultät der Universität Bern als Lösung der von der Fakultät gestellten Preisaufgabe eingereicht. Die Arbeit ist mit dem Fakultätspreis für das Jahr 1946 ausgezeichnet worden.

für beide das morphologisch Erfassbars zu deuten. Wir bemühten uns auch, das Wesentliche beider Phänomene herauszuarbeiten und befreit von individuell bedingten Unterschieden, die Linie aufzuzeigen, die durch das ganze Geschehen bei Mensch und Tier hindurchläuft.

In der Literatur finden sich sehr wenige Angaben über die praeimplantativen Gewebsdifferenzierungen am Endometrium. Das mag einesteils seinen Grund darin haben, dass man — da sich die Umstellungen in sehr frühen Entwicklungsphasen der Keime und noch vor der Placentation abspielen — ihnen zu wenig Aufmerksamkeit geschenkt hat, da meistenteils andere Fragenkomplexe im Vordergrunde des Interesses standen. Es können mithin unsere Betrachtungen nur der Anfang für weitere Bemühungen sein, die uns über die tatsächlichen Verhältnisse bei zahlreichen anderen Vertretern der Säugetiere Klarheit zu bringen vermögen. Denn hinter diesem Fragenkreis öffnet sich jener andere, nämlich wieweit der Keim selbst imstande ist, vor seiner Nidation das Endometrium zu beeinflussen. Mehr als Hypothesen aufzustellen wird uns schwerlich zustehen. Und doch würden wir es als zu lebensfremd aufgefasst sehen, wollten wir der Meinung huldigen, der Keim würde gleich einem Fremdkörper sich in die praegravide Schleimhaut einnisten und wäre ausserstande, als ein Lebewesen für sich selbst, auch wieder Möglichkeiten zu entfalten, deren Ausdruck am Endometrium uns schon sehr früh auffallen könnte.

Damit sind wir an dem Punkte angelangt, wo wir uns nach dem Wesen der praegraviden Schleimhautveränderungen zu fragen haben, dessen Sinn wir nicht allein nur in zweckgerichteter Hinsicht deuten dürfen. Und man könnte sich etwa vorstellen, dass die praeimplantativen Veränderungen an der mütterlichen Schleimhaut der Ausdruck sind dafür, dass die Keim-Mutter-Beziehung ein polares Phänomen ist. Es sind zwei Individuen, die mit ihren eigenen Lebenskreisen sich berühren, wobei das eine auf die Anwesenheit des Andern zu reagieren vermag. Das bedeutet aber, dass jene „Potenzen" des Keimes, von denen man seit jeher zu sprechen gewohnt ist, sich nicht nur in einer Induktion, Regulation und Organisation manifestieren, sondern auch in einer weit tieferen Bedeutung gewahrt bleiben: in der Individualität in des Wortes weitestem Sinne (vergl. *Feremutsch* und *Strauss*, 1949).

DAS UNTERSUCHUNGSMATERIAL

Die zur Untersuchung herangezogenen Objekte sind Schnittserien von *Ericulus setosus*, einem madagassischen Borstenigel und von *Hemicentetes semispinosus Cuv.*, ebenfalls einem Vertreter der Insektenfresser Madagaskars. Sie gehören der „Sammlung Bluntschli" an und wurden mir für meine Untersuchungen von Herrn Prof. Dr. H. Bluntschli in liebenwürdiger Weise zur Verfügung gestellt. [1]

Zur besseren Orientierung seien die untersuchten Serien hier zusammengestellt:

Ericulus-Serien:

36, 36a	Tier Nr. 1847	
62, 62a	„ „ A.T.15	
63, 63a, 63b	„ „ A.T.15	Ovulationsphase
70	„ „ 1646	
64, 64b	„ „ A.T.18	Luteinphase I
31, 31a, 31b	„ „ A.T.19	Luteinphase II

Hemicentetes-Serien:

15, 15a	Tier Nr. 1414	Metoestrum
43	„ „ 1563	
45, 45a	„ „ 1543	Luteinphase
47	„ „ 1557	

Des weiteren stand mir der Uterus samt Adnexe vom *Schaf* zur Verfügung. Ferner ein Uterus mit Tube und Ovarium einer 23jähr. Frau.

---

[1] Den Herren Prof. Dr. H. Bluntschli, Dr. med. O. Franz, Assistent am gerichtlich-medizinischen Institut, Dr. med.-vet. W. Weber, Priv.-Doz. und Prosektor am vet.-anat. Institut Bern sei an dieser Stelle für die Ueberlassung des Untersuchungsmaterials mein herzlicher Dank ausgesprochen.

Die Abbildungen 1, 3, 4 und 39 stellte mir in liebenswürdiger Weise mein Freund, Privatdozent Dr. med. Fritz Strauss zur Verfügung. Ich spreche ihm an dieser Stelle meinen herzlichen Dank aus.

BESCHREIBUNG DER BEFUNDE

Das Ovarium.

Wir beginnen die Schilderung der Befunde, die wir als charakteristisch für die praegravide und praeimplantative Phase am Säugetiergenitale ansehen, mit der Darstellung der Verhälnisse am Eierstock.

Der eigenartige Ablauf der Ovulation bei unserem Objekt *(Ericulus setosus)* und die Tatsache, dass die Befruchtung der Eier v o r der Ovulation noch innerhalb des Follikels erfolgt (STRAUSS 1938), bedingen es, dass wir auch die Ovulationsphase in den Kreis unserer Betrachtungen hineinziehen müssen. Die Bildung des Corpus luteum setzt ein mit dem allmählichen Ablauf der Ovulation und der fortschreitenden Umbildung des Follikelapparates, wobei für uns die Frage offenbleiben muss, ob zu der Zeit des sich bildenden Gelbkörpers von diesem eine hormonale Wirkung schon ausgehen kann. Wir unterscheiden daher im Folgenden eine O v u l a - t i o n s p h a s e (in der schon b e f r u c h t e t e Eier ovuliert werden) von einer L u t e i n p h a s e (COURRIER 1925) — dies als Ausdruck der hormonalen Einflüsse auf das Genitale — und sprechen ferner von einer Luteinphase I entsprechend den sehr jungen gelben Körpern (Tubenpassage der Eier) und von einer Luteinphase II mit etwas älteren Corpora lutea.

Wir werden nur soweit auf die Morphologie des Eierstockes eintreten, als sie eine Grundlage für die Beschreibung der Verhältnisse an Epoophoron, Tube, Uterusschleimhaut und Vagina abgeben kann. Wir verweisen für die Einzelheiten in Bezug auf das Ovulationsgeschehen und die Corpus luteum-Bildung bei *Ericulus* auf die Arbeiten von STRAUSS (1938, 1939). Für den zweiten Vertreter der Insektivoren, der uns als Untersuchungsobjekt diente — *Hemicentetes semispinosus Cuv.* — sei auf die Studie von LANDAU (1938) hingewiesen.

Der Eierstock während der Ovulationsphase.

In einem Übersichtsbild des Ovariums finden wir die Rindenzone von vielen primären und sekundären Follikeln eingenommen. Die Primärfollikel liegen oft sehr dicht unter dem Keimepithel; nicht selten aber sind sie bis tief gegen das Mark hin zu finden. Neben

diesen normalen Follikel sind sehr viele atretische vorhanden. Die Rindenzone selbst besteht aus einer, oft mehrere Zellagen umfassenden Schicht von epitheloid veränderten Bindegewebszellen, die ihr ein sehr dicht gefügtes Aussehen verleihen (« *Peristroma* » Kon 1946). Das Peristroma zeigt vor allem in der Umgebung der ovulierenden Eier, bzw. deren Follikel, eine beginnende Auflockerung seines Zellgefüges.

Das Eierstocksmark erweist sich als ein lockeres Maschenwerk aus faserigem Bindegewebe, dessen Zellen deutlich fibrocytären Charakter haben. Es ist Träger der etwas erweiterten Lymph- und Blutgefässe.

In all den untersuchten Serien der Ovulationsphase finden sich die charakteristischen Bilder der ovulierenden Eizelle (Abb. 1). Und es sei an dieser Stelle nochmals darauf hingewiesen, dass die Ovulation bei Ericulus insofern vom typischen Geschehen bei anderen Säugetieren abweicht, als die Bildung eines Graaf'schen Follikels mit Liquorhöhle n i c h t erfolgt. Vielmehr wird die Eizelle durch die Quellung des Follikelepithels und durch das seitliche Zurückweichen der Theka nach und nach peripherwärts verschoben. Es ist also die Ovulation kein abrupter Vorgang. Bei Ericulus wird die Eizelle allein ausgestossen und alle Zellen des Follikelmantels bleiben zurück (im Gegensatz zu *Hemicentetes*, wo wir noch bei Eiern der Tubenpassage Zellen der corona radiata antreffen können).

Das Ovarium der Luteinphase.

Zum Stadium der Luteinphase I mit Furchungsstadien in der Tube gehören 5 junge Corpora lutea.

In der etwas dichter erscheinenden R i n d e n z o n e begegnen uns viele Primärfollikel und ebenso häufig an Zahl atretische. Die sekundären Follikel sind zahlenmässig vermindert anzutreffen.

Das M a r k ist wesentlich stärker aufgelockert als in der vorher beschriebenen Phase. Vor allem fallen in ihm die sehr stark erweiterten und hyperämischen Blutgefässe auf. Die Lymphgefässe treten im Gewebsbild etwas zurück. In der Abb. 3 ist ein Corpus luteum dargestellt. Wir sehen im Zentrum des gelben Körpers dessen Stiel längs getroffen. In diesen strahlen vom Mark her Blutgefässe ein und es findet auf dies Weise die Vascularisation des Corpus luteum statt. Das Peristroma ist an der Oberfläche des Gelbkörpers sehr stark verdünnt.

Zur Orientierung über die Verhältnisse der Luteinphase II dient die Abb. 4. Wir erkennen an der rechten oberen Seite des Ovars gegenüber der Bursenfalte ein Corpus luteum. Es ragt nicht wesentlich über die Rindenzone vor, die im übrigen von zahlreichen heranreifenden sekundären und tertiären Follikeln eingenommen wird. Daneben sind auch zahlreiche Primärfollikel anzutreffen, die nahezu alle in den peripheren Schichten der Rinde liegen. Das Mark ist sehr stark aufgelockert und es fallen vor allem die erweiterten Lymph- und Blutgefässe auf. Die Lücken des bindegewebigen Maschenwerkes sind von geronnenen Sekretmassen ausgefüllt.

Von den zahlreichen Corpora lutea ist in Abb. 4 eines zur Darstellung gebracht. Alle fünf Corpora lutea zeigen ungefähr dasselbe Aussehen. Die Hauptmasse wird von dem epithelialen Drüsenkörper eingenommen. An seiner Peripherie ist die Theka stark gewuchert, wodurch der epitheliale Anteil des Corpus luteum von einem breiten Wall von Thekazellen umgeben wird. Daneben finden wir als periphere Begrenzung eine Lage Bindegewebszellen von mehr oder minder fibrocytärem Charakter. Unmittelbar unter dem Gelbkörper sind die Blut-und Lymphgefässe besonders deutlich erweitert. Die grösseren Gefässe treten am Hilus an den gelben Körper heran und ihre Kapillaren verzweigen sich in der Theka externa.

Während der ganzen Phase der Corpus luteum-Bildung finden wir sowohl im epithelialen wie im bindegewebigen Anteil allenthalben Mitosen, die auf eine rege Reparationsleistung seitens der Gewebe hindeuten und die beträchtlichen Umbauvorgänge belegen. In einer jüngsten Arbeit hat es Kon (1946) unternommen sich Klarheit über die Neubildung von Eiern zu verschaffen. Den Untersuchungen lag das reichhaltige Ericulusmaterial zugrunde. Wir wollen aus seinen Ergebnissen festhalten, dass ein Neubildung von Eiern wohl vorkommt, aber als ein Ausnahmephänomen zu betrachten ist. Die Neubildung findet vor allem in den ersten Phasen der Gravidität statt. Wieviel wir von diesen Erscheinungen dem Corpus luteum-Einfluss zuzuschreiben haben, ist wohl schwer abzuwägen. Es scheint mir aber immerhin angebracht, darauf hinzuweisen, dass sowohl das Follikelhormon, wie das des Gelbkörpers auf die Teilungsbereitschaft der Zellen (Courrier 1945) und mithin auf die Plastizität des Gewebes einen

nicht unerheblichen Einfluss haben. Im Hinblick auf die später zu erörternden Befunde sei angedeutet, dass vor allem während der Ovulationsphase im Uterusoberflächen- und drüsenepithel wie auch im Epithel der Tubenschleimhaut eine rege Teilungsneigung besteht, die auf das Vorhandensein von reifen Follikeln zurückgeführt wird (*Wimsatt)*, von der wir aber für unseren Spezialfall der protrahierten Ovulation glauben, dass sie ihren Grund im entstehenden Corpus luteum habe.

Das Epoophoron

Bei der Schilderung der Veränderungen am Epoophoron beschränken wir uns auf die Verhältnisse, wie sie uns Ericulus darzubieten vermag, da der Nebeneierstock von Hemicentetes in der Arbeit von Landau genauer untersucht worden ist. Während der Ovulationsphase bemerken wir am Epoophoron eine gleichmässige Lockerung des bindegewebigen Stromas, das die Kanälchen mit einem lockeren Faserwerk umhüllt (Abb.5). Die Kanälchen selbst bestehen aus einem ein-, bisweilen zweistufigen hohen prismatischen Epithel, dessen Zellen auf einer zarten Basalmembran aufsitzen. Stellenweise tragen sie Flimmerhaare; andere Zellen entbehren des Cilienbesatzes. An der Basis der Zellen liegen grosse hell erscheinende Vakuolen, denen ein grosser runder, locker gebauter Kern aufsitzt. Über den Zellen wölben sich oft grosse Sekretkuppen in das Kanälchenlumen vor, doch sind sie nicht sehr ausgesprochen in der ersten Zeit der Ovulationsphase. Das Kanälchenlumen erscheint im Übersichtsbild infolge der grossen Epithelhöhe nicht so weit wie es bei demjenigen der Luteinphase der Fall ist. In etwas späteren Stadien der Ovulationsphase setzt die Sekretion sehr deutlich ein und das Lumen der Röhrchen ist dementsprechend mit Sekretmassen ausgefüllt (Abb. 7). Kernteilungsbilder sind ab und zu gefunden worden, sie sind aber nicht ein ausgesprochenes Merkmal für die Charakterisierung der Ovulationsphase.

Als Beleg für die Verhältnisse der Luteinphase dient uns die Abb. 6. Sie zeigt eine Übersichtsaufnahme des Epoophoron der Serie 31 b. Gegenüber dem ersten Bild macht sich eine stärkere Verdichtung des Bindegewebes offenbar. Es erscheint viel kompakter und dichter als in der Ovulationsphase. Da die Epithelhöhe der Kanälchen wesentlich abgenommen hat und die einzelnen

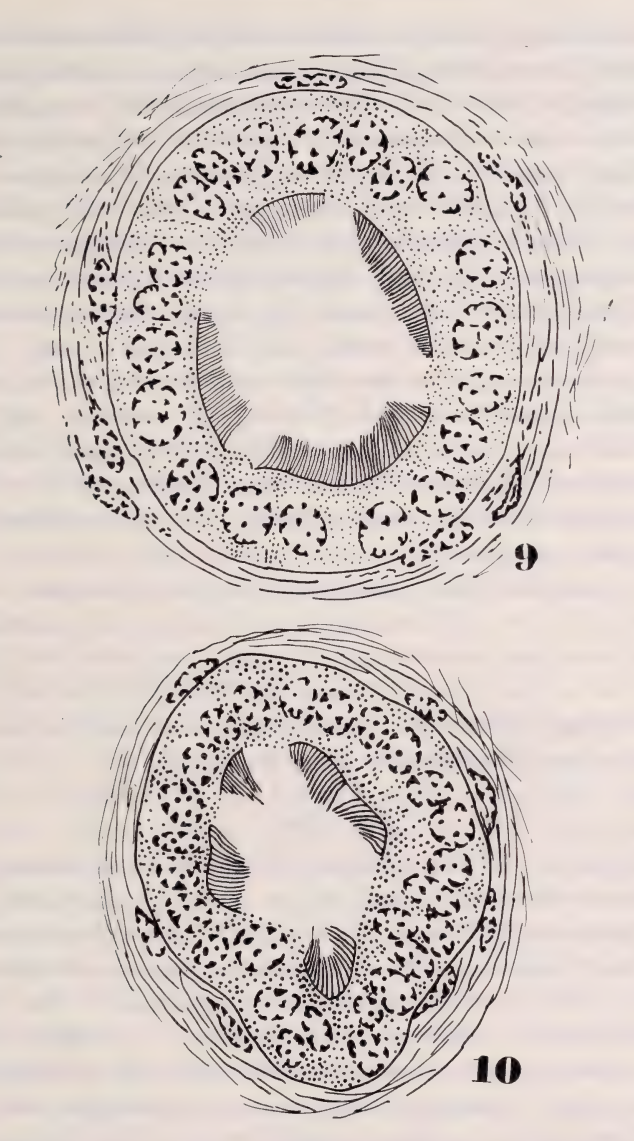


Abb. 9.

Epithel eines Epoophoronkanälchens der Ovulationsphase.
Ericulus, Ser. 62. Vergr. ca. 1000-fach.

Abb. 10.

Epithel eines Epoophoronkanälchens der Luteinphase. Stärkere Verdichtung des Bindegewebes, Abnahme der Epithelhöhe, dichtere Lagerung der Zellkerne.
Ericulus, Ser. 31*b*. Vergr. ca. 1000-fach.

Zellen viel dichter und nicht mehr zweistufig beieinander stehen, erscheint das Lumen weit und die Kanälchen machen den Eindruck dünnwandiger Röhrchen. Die Zellen enthalten alle einen kleineren Kern als das in der vorhergehenden Phase der Fall war; er ist sehr dicht gebaut und von leicht ovaler Form (man vergleiche die Abb. 9 und 10). Während der Luteinphase I zeigen sich alle Merkmale einer erhöhten Sekretion, die späteri m Rückgang begriffen ist. Wir finden nur noch Reste des Sekretes im Lumen und da und dort noch wasserhelle Vakuolen in den Zellen. Kennzeichnend für Hemicentetes ist die Ausstossung von Zellen aus dem Epithelverband, so dass wir später diese Zellen als Bestandteil des Sekretes im Kanälchenlumen antreffen (Abb.8). Sie besitzen alle einen stark pyknotischen Kern. Die Auflockerung des Bindegewebes ist beträchtlich zurückgegangen. Das zarte Fasergerüst der Bindegewebsmaschen hat einem dichten Netzwerk von kompakten Faserbündeln Platz gemacht.

Wir wollen festhalten, dass zur Zeit der Ovulation im Epoophoron sich eine Auflockerung des Bindegewebes bemerkbar macht und eine rege sekretorische Tätigkeit von seiten des Epithels einsetzt, die in den ersten Phasen der Gravidität wieder abzuklingen beginnt. Dieselben Feststellungen hat auch Landau am Epoophoron von Hemicentetes gemacht.

Die Tube

Als Basis für die Beschreibung der Tubenveränderungen, die sich während der Ovulationsphase bei *Ericulus* einstellen, wähle ich die Tube eines Tieres (Nr. 1847, Ser. 36a) das sich auf der Höhe seiner Brunft befindet. Die Eierstöcke enthalten mehrere reife Follikel, in die schon Spermien eingedrungen sind. Das Tubenepithel fällt durch seinen grossen Reichtum an Zellen auf. An einzelnen Stellen erscheint es zwei- und dreistufig. Die Zellen sind prismatisch und enthalten einen runden oder langovalen Kern, dessen Karyoplasma mässig aufgelockert ist. Ein Vergleich mit den später zu beschreibenden Tubenepithelien zeigt, dass die volle Zell- und Kerngrösse noch nicht erreicht ist. Der Zellverband besteht aus den für alle Säugetiere charakteristischen beiden Formen den flimmertragenden und flimmerfreien Epithelzellen. Das gleichmässig aussehende Flimmerepithel ist aber nicht wesentlich in seinem Gesamtaussehen durch eingestreute flimmerfreie Zellen

unterbrochen. Wo einzelne flimmerfreie Zellen vorkommen, heben sie sich deutlich von dem etwas dunkel gefärbten und leicht basophil gekörnten Flimmerzellen durch das klare, oft fast wasserhelle Protoplasma ab. Mehrheitlich beobachtet man an ihnen eine nach der freien Oberfläche gerichtete Kernverlagerung, wobei es den Anschein erweckt, als würde der Kern ein kappenförmiges Stück Protoplasma vor sich herschieben. Das Epithel der ganzen Tube einschliesslich des Ovarialbeutels zeigt durchwegs diesselbe Morphologie. Wir erhalten den Eindruck eines ruhenden Epithels, da und dort zeigen aber vorhandene Mitosen, dass eine gewisse Erhöhung der Aktivität zu erwarten ist. Diese Erwartung wird dann auch in den folgenden Stadien vollkommen erfüllt. Das Tuben-Bindegewebe weist einen faserreichen und dichten Bau auf. Die Stromazellen zeigen das Aussehen unveränderter Bindegewebszellen; eine Auflockerung ist nicht festzustellen. Gefässe und Tubenmuskulatur lassen keine Besonderheiten erkennen, die wir mit der momentanen Cyklusphase in Einklang zu bringen vermöchten.

Die Tube in der Ovulationsphase.

Das Epithel der Tube weist gegenüber demjenigen der Brunft wesentliche Unterschiede auf, die vor allem einmal seine Höhe betreffen, welche nicht unerheblich zugenommen hat. Gleichzeitig bemerken wir in seinem Aufbau insofern eine Veränderung, als zwischen die flimmertragenden Zellelemente nun nicht mehr einzelne flimmerfreie Zellen eingelagert sind, sondern mehr oder weniger ausgedehnte Zellgruppen. An ihrer freien Oberfläche lassen sich oft Sekretkuppen erkennen. Im Übersichtspräparat sind die Stellen mit den sezernierenden Zellelementen am Fehlen der Basalknötchen wohl zu unterscheiden von den anderen, flimmertragenden Epithelzellen. Die Sekretzellen erscheinen stellenweise wie aufgequollen, so dass sie ihre flimmertragenden Nachbarn oft zusammendrücken, wodurch diese zwischen sie eingekeilt werden. Die Kerne der Sekretzellen sind lumenwärts verlagert und bewirken, dass die Kernreihe unregelmässig wird. Nicht selten sind unter den Kernen der Sekretzellen Riesenkerne zu finden (Abb. 12). Das Karyoplasma beider Kernformen (der normal grossen, wie das der Riesenkerne) ist sehr locker und fein strukturiert. Ein weiteres Merkmal, das neben dem gehäuften Auftreten von Sekretzellen

die Ovulationsphase der Tubenschleimhaut charakterisiert, besteht in der Zunahme der Mitosen (Abb. 15 und 16). Während wir bei der oben beschriebenen Brunftphase im Übersichtsbild kaum

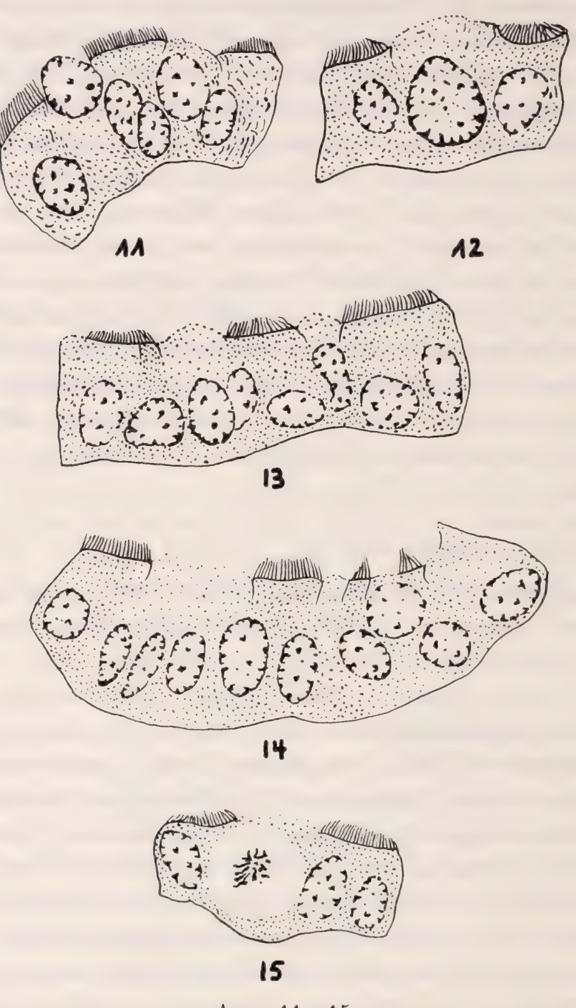


Abb. 11—15.
Ovulationsphase. Epithel der Bursa ovarica.

eine Teilungsfigur zu Gesicht bekamen, zählen wir nun bis zu acht Mitosen in einem Gesichtsfeld. Im Hinblick auf die Literaturangaben möchten wir die Tatsache der vermehrten Mitosen während der Ovulationphase bei *Ericulus* festhalten. Ausser dem

Mitosenstoss weisen die Vakuolen, die vor allem vermehrt in den Sekretzellen anzutreffen sind, auf die erhöhte epitheliale Aktivität des Eileiters hin.

Im Tubenstroma macht sich der Beginn einer Auf-

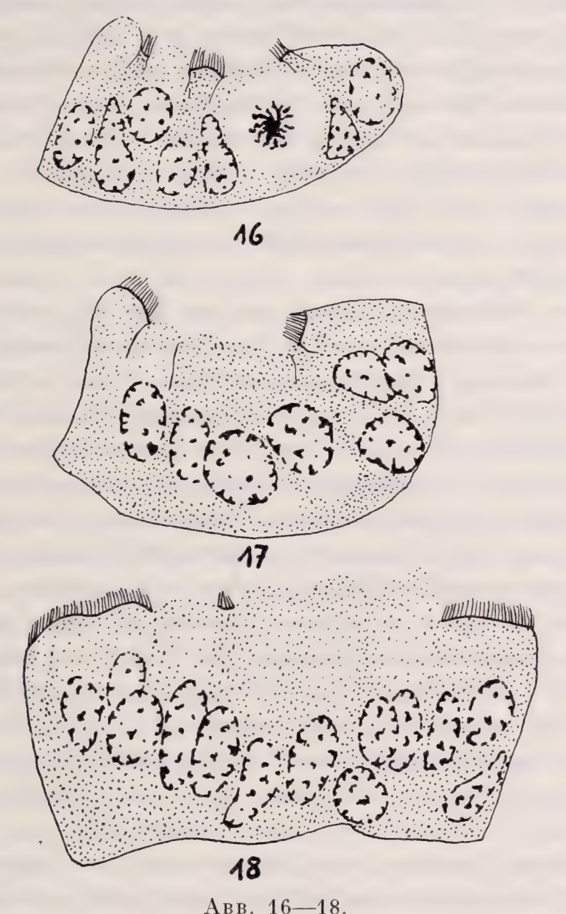


Abb. 16—18.
Epithel der Ampulla tubae während der Ovulationsphase (16, 17).
Epithel der Bursa ovarica während der Luteinphase (18).

lockerung bemerkbar, die Gefässe sind etwas erweitert und sehr gut bis in die Tubenfalten hinein zu verfolgen.

Einen etwas weiter entwickelten Zustand in der epithelialen Umgestaltung der Eileiterschleimhaut stellt die Serie 63 dar. Das Epithel hat weiterhin an Höhe zugenommen und seine Kerne sind, verglichen mit der vorangegangenen Serie, auffallend gross und

locker gebaut (Abb. 17). Das Cytoplasma ist mit zahlreichen Vakuolen durchsetzt, die sehr oft kappenförmig um den Kern gelagert sind (Abb. 17). Die Sekretzellen bilden auf weite Strecken hin den einzigen Zellbestand und beherrschen vollkommen das Epithelbild. Im Bursaabschnitt der Tube deuten mächtige Sekretkuppen, die weit in das Lumen hineinragen, auf die erhöhte sekretorische Leistung hin. Auch die Mitosen bilden weiterhin ein charakteristisches Merkmal der Schleimhaut. Die Niveaulinie der Kerne ist noch unregelmässiger geworden, weil zahlreiche einzelne Zellkerne sich nach der Zellspitze verlagert haben.

Im Stroma der Tube ist die bindegewebige Auflockerung in vollem Gange. Die einzelnen Zellen selber nehmen daran teil; ihr Leib und ihre Kerne sind von abgerundeter Form und leicht gequollen. Die Gefässe sind stark erweitert und hyperämisch.

An dieser Stelle müssen wir kurz auf eine besondere bindegewebige Bildung hinweisen, die während der Ovulationsphase die Falten des Ovarialbeutels erfasst. Es ist die von Strauss (1946) beschriebene Kissenbildung des Beutelstromas. Die feingeweblichen Veränderungen bestehen in einer ödematösen, grobmaschigen Auflockerung des Faltenstromas. Sie fallen zeitlich zusammen mit der « Phase des ovulierenden Follikels » und treten wie Strauss dargetan hat, und dessen Erhebungen ich bestätigen kann, in zwei verschiedenen Formen auf, die sich auch topographisch verschieden lokalisieren. Die eine Form findet sich vor allem in den Falten des Fimbrientrichters, und besteht aus weiten Bindegewebsmaschen, die « mit feinen, diffus verteilten Granula erfüllt » sind. Die Faltenbasis wird nie von den Veränderungen erreicht. Die zweite Form tritt mehr in den Falten des Ovarialbeutels zutage. Sie zeigt eine netzartige, wabige Struktur, deren Maschenwerk durch ein homogenes, leicht azidophil erscheinendes Plasma ausgefüllt ist. Das Epithel weist keine vom typischen Verhalten abweichende Befunde auf. Es ist auf den Kuppen, der vom Oedem erfassten Falten, gedehnt und einschichtig kubisch. In den seitlichen Partien aber wird es einschichtig prismatisch. Die Rückbildung — wie auch die Entstehung — der kissenartigen Bildungen scheint rasch zu erfolgen. Im Stadium der Tubenpassage der Eier ist sie nicht mehr festzustellen. Wir müssen noch kurz im Einzelnen auf die Verhältnisse der Serie 70 eintreten, da es sich in diesem Falle um ein späteres

Stadium im Ovulationsablauf handelt. Am Bestand der Sekretionszellen hat sich nichts wesentliches geändert. Hingegen finden wir nun häufiger in das Epithel eingelagert schmale, leicht pyknotisch erscheinende Kerne, die man mit den Kernen der Stiftchenzellen (SCHAFFER) zu vergleichen versucht ist (Abb. 13). Daneben beleben grosse, blasig aufgequollene Riesenkerne, die quergestellt im Zelleib liegen, das Epithelaussehen. Andere Zellkerne sind weit lumenwärts verlagert und offenbar im Begriff, aus dem Zellverband auszutreten (Abb. 11). Offenbar soll auf diese Art und Weise Platz geschaffen werden in dem sehr zellreichen Epithelverband. Kernaustritte sind für den Metoestrus sowohl bei den Tieren (ALLEN 1922 für die Maus) als auch beim Menschen (SCHAFFER, TIETZE) beschrieben worden, wobei man auch an eine Platzschaffung gedacht hat. Zum ersten Mal machen sich nun im Epithelverhalten in den einzelnen Tubenabschnitten Unterschiede bemerkbar. In den Anfangsanschnitten der Tube (Bursa und Fimbrien) sehen wir einen Rückgang der sekretorischen Leistung (die aber immer noch grösser ist als vor der Ovulation) und eine Reduktion der flimmerfreien Zellstrecken auf Zellgruppen und Einzelzellen. In den ampullären Abschnitten sind die Verhältnisse anders. Es finden sich dort noch auf weite Strecken die Sekretzellen. Mitosen sind da und dort noch anzutreffen, während wir in den proximalen Tubenanteilen Mühe haben solche festzustellen.

Das S t r o m a weist stark hyperämische Blutgefässe und eine durch Flüssigkeitsvermehrung bedingte Auflockerung seiner Bindegewebsmaschen auf. Nicht selten liegen in diesen Maschen geronnene, körnige Sekretmassen. Die Stromazellen sind ebenfalls leicht gequollen.

Z u s a m m e n f a s s e n d wollen wir für die Tube während der Ovulationphase festhalten: Eine beginnende Vermehrung der Sekretionsleistung des Epithels; Höhenzunahme des Epithels, Zellvermehrung und Kernausstossung. Im Bindegewebe setzt eine starke oedematöse Auflockerung ein, die in den Ovarialbeutel- und Fimbrienfalten zu einer Kissenbildung führt.

Der Eileiter in der Luteinphase.

Unsere Beschreibung umfasst die Serien 64, 64b mit 4-zelligen Furchungsstadien im Tubenisthmus und 31, 31b mit 5 implantationsreifen Blastocysten im Uteruscavum.

Das Epithel der Bursa und der ampullären Tubenabschnitte zeigt eine weitere auffallend starke Höhenzunahme (Abb. 18). Die Kerne liegen basal, besitzen ein sehr lockeres Karyoplasma und sind — verglichen mit jenen der Ovulationsphase — sehr gross, entsprechend der Höhe der Epithelzellen. Im Periovarialraum liegen Kerntrümmer, die mir ein Beweis zu sein scheinen für die tatsächlichen Kernausstossungen, die sich in den vorangehenden Stadien bemerkbar gemacht haben. Die Sekretion scheint nun ohne Zweifel auf ihrem Höhepunkt angelangt zu sein (Abb. 19). Je weiter wir das Epithel gegen den Isthmus hin verfolgen, desto weitere Strecken sehen wir von flimmerfreien Sekretzellen eingenommen und desto mehr gewinnen wir den Eindruck, dass sich die Sekretionsleistung des Epithels uterinwärts verschiebt. Die ausgeprätesten Sekretionserscheinungen sind aber für diese Luteinphase I noch auf die oberen Tubenabschnitte beschränkt. Ebenso hat sich die Teilungsbereitschaft der Zellen uterinwärts verschoben. Es ist die Luteinphase I durch den Höhepunkt der Sekretion charakterisiert.

Eine Stelle des Isthmus verdient nun unsere besondere Aufmerksamkeit, nämlich diejenige, wo das Ei die Tube passiert (Abb. 27). Das Epithel ist dort sehr hoch, oft zwei- und mehrstufig, und es entbehrt streckenweise vollkommen des Flimmerbesatzes. Eine ähnliche Feststellung hat Snyder (1923) am Schweineeileiterepithel während der Eipassage gemacht. Dort, wie auch in unserem Falle, ist das Ei vom Tubenepithel wie von einer dickwandigen Kammer umgeben. Eine besonders starke Tubenerweiterung, wie sie Landau bei Hemicentetes beschrieb, trifft für die Verhältnisse bei *Ericulus* nicht zu. Das stark aufgelockerte Tubenstroma, in dem erweiterte Blutkapillaren zu sehen sind, ist von zahlreichen Leukocyten durchsetzt. Die Muskulatur bietet keine Besonderheiten dar. Es ist ja selbstverständlich, dass sie, bezw. ihr Bindegewebe an der Auflockerung ebenso teilhat, wie das der Tubenfalten. In einem späteren Zeitpunkt, Luteinphase II (Ser. 31, 31b), zeigen die Tubenepithelien ein wesentliche anderes Aussehen. Es sind Anzeichen vorhanden, die dafür sprechen, dass nun die Sekretionsleistungen des Eileiters langsam abzunehmen im Begriffe sind. Zwischen der Tubenpassage der Furchungsstadien und den dieser Beschreibung zugrunde liegenden Serien mit freien Blastocysten im Cavum uteri ist eine Spanne Zeit verflossen, in

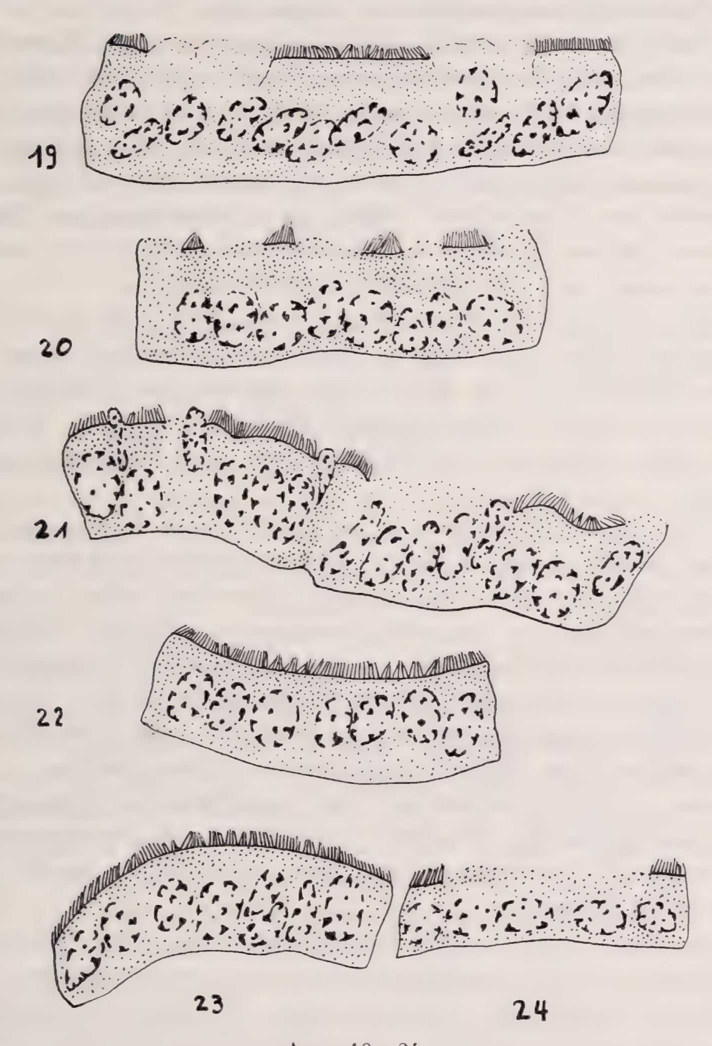


ABB. 19—24.

Tubenepithel der frühen Luteinphase.
19: Ampullenepithel. *Ericulus*, Ser. 64.
20: Bursa ocarica.
21: Epithel der Ampulle. *Hemicentetes*, Ser. 43.
Tubenepithel der späten Luteinphase.
22: Epithel der Bursa ovarica. *Ericulus*, Ser. 31*b*.
23 24: Epithel der Ampulle derselben Serie.

Die Abbildungen 11—24 sind alle in einer Vergrösserung von ca. 1000-fach gezeichnet und geben ein vergleichbares Bild der Epithel- und Kerngrösse In der Originalarbeit waren alle Abbildungen in Aquarell ausgeführt.

welcher sich die Regressionserscheinungen in bezug auf die Sekretion des Eileiterepithels auszubilden vermochten.

Das Epithel der Bursa ist niedriger, fast kubisch geworden. Die Zellen, die vom runden, etwas dichter gebauten Kern vollkommen ausgefüllt werden, stehen dicht nebeneinander. Die Kernreihen sind regelmässig und der Grund der Zellen oft leicht vakuolär. Die meisten Zellen tragen ihren Flimmerbesatz und nur selten unterbrechen flimmerfreie Zellen den gleichmässigen Epithelverband. In den ampullären Tubenstrecken (Abb. 23, 24) sind die Verhältnisse noch ähnlicher jenen der Luteinphase I. Doch sind die flimmerbesetzten Zellen weitaus dominierender als in den Übergangsabschnitten zum Isthmus. Dort treffen wir dann selten einen Flimmerbesatz an. Das Epithel des Isthmus hat gegenüber dem der Bursa und der Ampulle keine Reduktion in seiner Höhe erfahren. Im Stroma des Eileiters sind keine Besonderheiten zu erheben.

Zusammenfassend wollen wir die Luteinphase folgendermassen charakterisieren: Die sekretorische Leistung des Tubenepithels hat ihren Höhepunkt — vor allem in den proximalen Tubenabschnitten — in der Luteinphase I erreicht. Allmählich verschiebt sie sich distalwärts. In der Luteinphase II zeigen sich — vor allem in den fimbriennahen Tubenabschnitten — die ersten Rückbildungsvorgänge, die in einer Reduktion sowohl der Epithelhöhe als auch der Zahl der sekretorischen Zellen bestehen.

Ganz ähnlich erweisen sich die Verhältnisse bei *Hemicentetes*. Die Luteinphase ist vor allem durch die Kernausstossungen gekennzeichnet. Im übrigen sind die Erscheinungen parallel denjenigen bei *Ericulus*.

Ein Wort noch zu der Tubenpassage der Eier. Wie schon Bluntschli (1937) nachwies, werden bei *Hemicentetes* pro Ovulation viel mehr Eier ausgestossen, als das bei Ericulus der Fall ist. Dementsprechend finden wir in der Tube oft mehrere Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien. Die Eier sind sehr klein — nach Bluntschli gehören sie zu den kleinsten Eiern der Placentalier — und oft noch von den Zellen des Follikelepithels umgeben. Die Furchung geschieht innerhalb der Zona pellucida und noch während der Ampullenpassage die Blascocystenbildung, wobei direkt — ohne Morulastadium — aus der Blastula die Blastocyste gebildet wird (Bluntschli). Landau beschrieb für die Durch-

wanderung der Eier durch die Ampulle eine starke Erweiterung des Tubenvolumens, was er auf den Mittransport von Flüssigkeit zurückführt. Eine ausgeprägte Höhenzunahme des Epithels im Bereich der Eier, wie wir sie bei *Ericulus* sahen, ist bei *Hemicentetes* nicht vorhanden. Auch fehlen dementsprechend die Epithelgruben, dagegen konstatieren wir in den Epithelzellen zahlreiche Vakuolen und ausgesprochene Sekretkuppen. Im Tubenstroma ist die Auflockerung sehr stark ausgebildet.

Das Endometrium

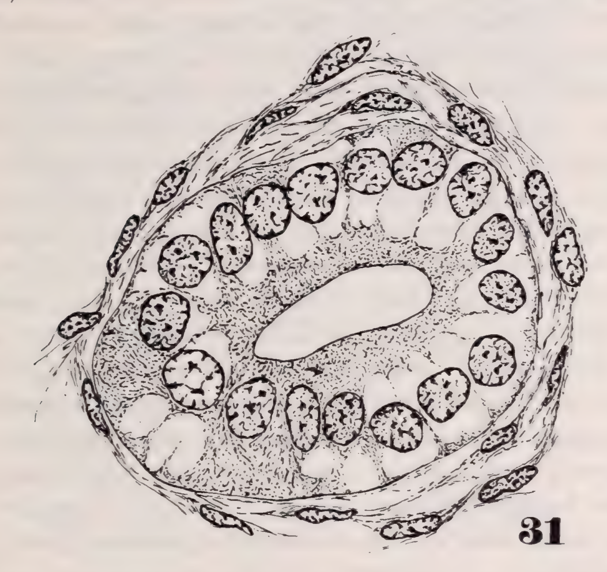
Für die Darstellung der praegraviden und praeimplantativen Veränderungen an der Schleimhaut der Gebärmutter gehen wir wieder aus vom Tier, das in der Mitte des Brunftcyklus steht (Abb. 28). Auf der Höhe der Brunft zeigt das Uterusepithel in seiner ganzen Ausdehnung mittelhohe prismatische Zellen, von denen nur sehr wenige in Teilung sich befinden. Ebenso spärlich sind Zellen mit Vakuolen anzutreffen. Die Kerne liegen an der Basis der Zellen; sie sind langoval und mit einer deutlichen Kernmembran und einem Nucleolus versehen. Die Uterindrüsen erweisen sich als englumige Schläuche, deren basale Abschnitte zum Teil gewunden und zuweilen leicht cystisch erweitert sind. Die Zellen sind kubisch, mit einem hellem Protoplasma ausgestattet und enthalten einen runden, basal liegenden Kern. Unter den Drüsenzellen finden sich ganz vereinzelt solche, die sich in Teilung befinden. Das Bindegewebe des Endometriums zeigt einen ausgesprochen fibrocytären Zellbau, der in den basalen, an das Myometrium grenzenden Abschnitten etwas lockerer und weitmaschiger erscheint als in der oberen Hälfte der Schleimhaut. Diese Lockerung des Faserwerks kommt durch das Brunftoedem zustande. Die Gefässe reichen mit ihren letzten Verzweigungen bis unter das Oberflächenepithel heran; sie sind nicht erweitert und zeigen auch sonst keine besonders auffallende Veränderungen.

Das Endometrium während der Ovulation.

Wenn wir das Endometrium der Ovulationphase untersuchen, gelingt es uns sofort, zwischen ihm und demjenigen der Brunftphase klare Unterschiede herauszuheben. Die ganze Schleimhaut ist gleichmässig aufgelockert und hat an Höhe wesentlich zugenommen (Abb. 29, 30). Die Maschen des Stromas sind weiter

gestellt, wobei allerdings die Basalzone im mikroskopischen Bilde heller erscheint, als jene gegen das Lumen zu gelegenen Schleimhautbezirke. Gegen den im Übersichtsbild etwas dunkel erscheinenden Muskelmantel hebt sich das Endometrium scharf und deutlich ab. Die Drüsen stehen, vor allem in ihrem Mündungsbereich weit auseinander; basalwärts reichen sie bis zum Myometrium. Das Uteruslumen ist spaltförmig und enthält Züge von Spermien, die oft bis in den Grund der Drüsen hinein zu verfolgen sind. Das erste deutliche Merkmal des morphologischen Umbaues für die praegravide Phase sind die Veränderungen, die wir am Oberflächenepithel zu erkennen vermögen. Schon bei einem ganz kursorischen Überblick fallen uns die zahlreichen Epithelmitosen auf, die das Gesambild des Epithels beherrschen. Sie befinden sich alle, bis auf ganz wenige Ausnahmen, in der Metaphase. Das Epithel besteht aus einem ein-stellenweise zweischichtigen Zellverband. Die ovalen Kerne mit ihrem lockeren Karyoplasma füllen die Zellen fast vollkommen aus. Das Zellplasma erscheint leicht basophil getönt und wird bei einzelnen Zellen von zahlreichen kleinen Vakuolen durchsetzt. An einigen Stellen zeigt das Oberflächenepithel deutliche Anzeichen einer regen Proliferation, so dass der Kontur unregelmässig vorgebuckelt und erhaben erscheint. Zum ersten Mal finden wir unter dem Epithel die Andeutung einer Basalmembran. Die Serie 70 erweist sich in der praegraviden Umformung als weiter fortgeschritten, indem das Epithel der Schleimhaut an Höhe zugenommen hat und seine Zellen sich allenthalben in einer regen Teilungsphase befinden. Wir finden in jedem Schnitt sehr viele und sehr schöne Epithelmitosen. Auch machen sich Anzeichen einer Kernverlagerung nach der Zellspitze zu bemerkbar. Die Epithelzellen zeigen auch eine deutliche Vermehrung ihrer Vakuolen und zuweilen finden wir ihre freie Oberfläche von einer Sekretkuppe überwölbt. Die Uterindrüsen sind in ihren oberen zwei Dritteln stark gewunden und das Lumen steht offen, ohne jedoch erweitert zu sein. Die unteren basalen Abschnitte sind gestreckt und reichen bis an den Muskelmantel heran. Das Drüsenepithel setzt sich aus grossen, hellen und kubischen Zellen zusammen, deren runde und stark aufgelockerte Kerne an der Zellbasis liegen. Sehr viele metaphasische Teilungsfiguren (Abb. 32) beleben zu dieser Zeit das Bild der Drüsenepithelien. Ein weiteres Anzeichen

der sicher erhöhten Aktivität sind die vielen Drüsenzellvakuolen (Abb. 31) und das im Drüsenlumen vorhandene Sekret. Das



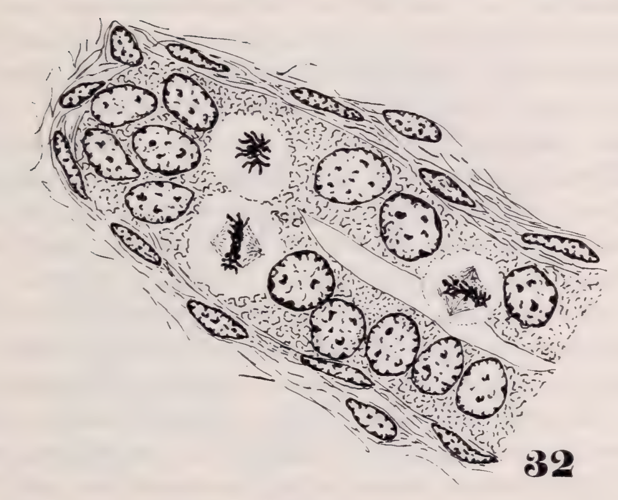


Abb. 31.

Ovulationsphase. Querschnitt einer Uterindrüse mit starker Vacuolenbildung und fibrocytärer Bindegewebsscheide.
Ericulus, Ser. 62. Vergr. ca. 1000-fach.

Abb. 32.

Ovulationsphase. Drüsenmitosen.
Ericulus, Ser. 62. Vergr. ca. 1000-fach.

B i n d e g e w e b e des Schleimhautstromas ist gleichmässig aufgelockert. Die Auflockerung ist in den basalen Zonen etwas deutlicher als in den oberen Partien. Sie besteht darin, dass die Maschen des bindegewebigen Fasernetzes durch die interstitielle Flüssigkeitszunahme weitergestellt sind. Die Bindegewebszellen zeigen aber noch durchwegs ihren fibrocytären Charakter. Spindelige, dunkel gefärbte chromatinreiche Kerne kennzeichnen das Zellbild des Stromas in dessen basalen Abschnitten. Je weiter wir aber das Stroma gegen die Oberfläche hin verfolgen, desto deutlicher erkennen wir einen mehr oder minderen Formwandel der Zellen. Die Kerne erweisen sich nicht mehr als spindelförmig, sondern sind von abgerundeter Form und in ihrem Chromatingefüge sehr viel lockerer. Unmittelbar unter dem Epithel haben sich die Stromazellen zu einer zweischichtigen Längslage zusammengeschlossen. Diese Längslage erscheint in der Serie 70 infolge der etwas stärker ausgeprägten praedezidualen Umwandlung der Kerne etwas dichter als in den beiden jüngeren Serien 62 und 63. Um die Drüsenschläuche bleibt eine ein- bis zweischichtige fibrocytäre Faserlage immer bestehen und umhüllt als Bindegewebsscheide die Drüsenkörper (Abb. 31, 32). Die zu Beginn der Ovulationsphase beschriebene gleichmässige Auflockerung des Endometriums hat sich in der Serie 70 eher wieder etwas zurückgebildet. Diese — offenbar durch den Rückgang des Oedems bedingte — Entquellung hat dazu geführt, dass die obere Mucosahälfte von einer beginnenden breitzonigen Verdichtung eingenommen wird, die in der nächsten Phase, der Luteinphase, noch weiter zunimmt. Es bleibt aber der praedeziduale Charakter der Zellen trotzdem erhalten und es schreitet die Abrundung der Zellen eher noch weiter fort, um dann in der Luteinphase ihren Höhepunkt zu erreichen (Abb. 36, 37). Im Stroma begegnen wir da und dort einzelnen Mitosen. Sie sind aber an Zahl denjenigen des Epithels und der Drüsen weit unterlegen. Auch durchwandernde Leukocyten sind vereinzelt festzustellen. Die Gefässe weisen keine Besonderheiten auf. Sie sind durch die zunehmende Verdichtung des Stromas oft etwas undeutlich zu erkennen. Im M y o m e t r i u m macht sich ebenfalls eine Auflockerung bemerkbar und in der Serie 70, die ja in allen Teilen eine weiter entwickelte Phase der cyklischen Umwandlungen darstellt, finden wir auch die ersten Zellteilungsbilder.

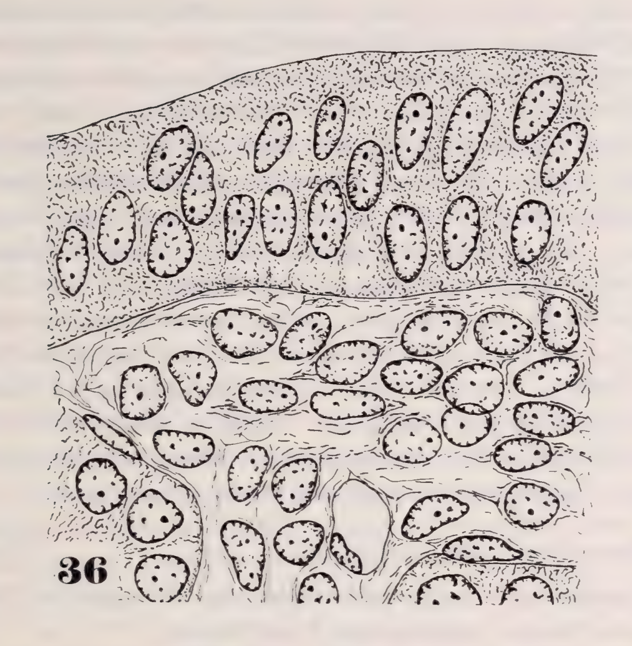




Abb. 36.

Ausschnitt des Uterusepithels von *Hemicentetes*. Luteinphase. Praedeziduale Umwandlung der Stromazellen, fibrocytäre Bindegewebsscheide um die Drüsen. Vergr. ca. 1000-fach.

Abb. 37.

Ausschnitt aus dem Endometrium im Bereich einer Drüse. Luteinphase. Stromamitose, durchwandernder Leukocyt. *Ericulus*, Ser. 64. Vergr. ca. 1000-fach.

Zusammenfassend halten wir für das Endometrium der Ovulationsphase fest: Mit dem Einsetzen der Ovulation und mit dem Vorhandensein befruchteter Eier im Ovar sehen wir in der Epithelkomponente (Oberflächen- und Drüsenepithel) des Endometriums eine erhöhte Aktivität in Erscheinung treten. Sie macht sich geltend in einer Höhenzunahme und Vermehrung der Zellen und in einem dadurch bedingten Wachstum der Drüsen. Gleichzeitig beobachten wir auch das Auftreten von Vakuolen und damit einhergehend den Beginn der Sekretion. Im Bindegewebe des Endometriums besteht eine erste Andeutung der praedezidualen Umformung der Stromazellen. Das bestehende Oedem, das zu einer Auflockerung der Schleimhaut führte, beginnt gegen Ende der Ovulationsphase sich zurückzubilden. Zur selben Zeit treten auch die ersten Mitosen im Bindegewebe des Endometriums und des Myometriums auf.

Das Endometrium in der Luteinphase.

Die Luteinphase umfasst die Serien 64, 64b und 31, 31b und wir teilen sie in eine Luteinphase I und II ein.

Nach den am Ovarium erhobenen Befunden steht das gesamte Geschehen, das sich während dieser Phase am Endometrium abspielt, unter dem Einfluss der gelben Körper. Es wird unter dem Begriff der praegraviden Schleimhautphase zusammengefasst.

Die Schleimhaut des Fruchtträgers lässt bei einer vergleichenden Betrachtung mit den vorangegangenen Serien ohne Schwierigkeiten eine bedeutende Höhenzunahme und eine vermehrte Vaskularisation erkennen (Abb. 33). Das Oberflächenepithel ist unregelmässig gestaltet und zeigt eine leichte Wellung seiner Oberflächenbegrenzung. Die Zellen sind hoch prismatisch und besitzen einen langovalen, locker gebauten Kern, der ausgesprochen apikal verlagert ist. Unter ihm bleibt eine breite basale Cytoplasmazone bestehen. Sie zeigt ein schaumiges Aussehen und ist leicht basophil gefärbt. Das Epithel scheint leicht gequollen zu sein. Eine Basalmembran ist unter dem Epithel vorhanden. Die Uterindrüsen erweisen sich als lange, stark gewundene Schläuche, deren Lumen Sekret enthält. Im Mündungs- und Fundusbereich sind die Drüsen nicht selten leicht erweitert. Im Halsbereich stehen die Drüsen sehr eng beieinander, so dass man auf Flachschnitten ihre Kerne kaum von denen des Stromas unter-

scheiden kann und das vor allem auch deswegen, weil die praedeziduale Abrundung der Bindegewebskerne eine bedeutende Förderung erfahren hat, so dass eine Unterscheidung stellenweise fast nicht möglich ist. Immerhin ist bei genauer Untersuchung noch die fibrocytäre Drüsenscheide wahrzunehmen. Vakuolen sind in den Drüsenzellen selten. Mitosen sind ab und zu noch gesehen worden — doch stehen sie nun weit in der Minderzahl gegenüber denen des endometrialen Bindegewebes.

Im Stroma besteht das hervorstechendste Merkmal der praegraviden Phase in der starken praedezidualen Umwandlung der Bindegewebszellen (Abb. 36, 37). Zwischen den Zellen spannt sich das zarte Fasergerüst der Interzellularmasse aus. In seinen Maschen findet man acidophil gefärbte, körnige Sekretschollen. Die basalen Zonen des Stromas sind verglichen mit den subepithelialen Bereichen eher etwas lockerer gebaut und was das Zellverhalten anbelangt, ein klein wenig fibrocytär — verglichen aber mit der Ovulationsphase, deutlich praedezidual! Unmittelbar unter dem Epithel erstreckt sich eine oft mehrere Lagen umfassende Längsschicht von dicht gelagerten Stromazellen. Es ist das dieselbe Schicht von Bindegewebszellen, die wir auch bei den vorangegangenen Serien feststellen konnten, die aber wegen der stärkeren praedezidualen Umwandlung deutlicher in Erscheinung tritt. Sie wird uns noch einmal bei der Besprechung der Veränderungen im Bereiche der Keime begegnen. Die Bindegewebsscheiden um die Drüsen sind fibrocytär erhalten geblieben. Das hervorstechendste Merkmal, das fast typisch genannt werden kann, für die Luteinphase I, sind die zahlreichen durchwandernden Leukocyten und die Stromamitosen. Während in den vorangegangenen Serien das Teilungsgeschehen in der Epithelkomponente vorherrschte, verschiebt es sich in der Luteinphase zu gunsten des Stromas. Den Beginn dieser Verschiebung konnten wir allerdings schon gegen das Ende der Ovulationsphase feststellen. Einige Zahlen, die aber keineswegs Anspruch auf Vollständigkeit erheben, mögen das beleuchten.

In der Serie 62*a* zählten wir in 50 Schnitten 470 Mitosen, davon entfallen auf:

Epithel	115
Drüsen	290
Stroma	65

In der Serie 70 zählten wir in 50 Schnitten 450 Mitosen, davon entfallen auf:

Epithel	145
Drüsen	215
Stroma	90

In der Luteinphase der Serie 64 verschiebt sich das Zahlenverhältnis. Wir finden in 50 Schnitten 410 Mitosen, davon entfallen auf:

Epithel	—
Drüsen	70
Stroma	340

Die Gefässe des Stromas sind allenthalben sehr deutlich ausgebildet, oft leicht sinusartig erweitert.

Das Myometrium nimmt an der vermehrten- bindegewebigen-Aktivität teil und zeigt neben einer ausgesprochenen Auflockerung zahlreiche Kernteilungsbilder.

Die letzte zu besprechende *Ericulus*-Serie enthält im Uterus 5 implantationsreife Blastocysten (Serie 31, 31b). Sie entspricht der Luteinphase II. Ich beschreibe vorerst die Veränderungen, wie sie sich am ganzen Endometrium zeigen und trete später auf die lokalen, im Bereich der Keime sich abspielenden Vorgänge ein. Die Höhe des Endometriums (Abb. 34) hat sich im grossen und ganzen unverändert beibehalten.

Das Oberflächenepithel hingegen hat noch einmal eine weitere Zunahme seiner Höhe erfahren. Es weist beträchtliche Falten auf und seine Kerne liegen im Schnittbild infolgedessen oft in mehreren Reihen übereinander. An einigen klar zu überschauenden Stellen findet man die Kerne immer noch apikal gelagert, an anderen Stellen dagegen sind sie in der Mitte der Zellen anzutreffen. Das Epithel steht auf einer gut ausgebildeten Basalmembran, auf seiner freien Oberfläche liegen geronnene Sekretmassen. Die Drüsen weisen eine starke Schlängelung und Verzweigung ihrer Schläuche auf. Sie sind in den Hals- und Fundusabschnitten ein wenig erweitert, ohne aber typische Cysten zu bilden. Der Mündungsabschnitt ist durch die Höhenzunahme des Oberflächenepithels etwas verlängert.

Die Auflockerung des endometrialen Bindegewebes, wie ich sie für die Ovulationsphase beschreiben konnte, und deren beginnende Rückbildung sich in der Luteinphase I bemerkbar gemacht hat, scheint nun endgültig im Schwinden begriffen zu sein. Unter dem Epithel hat sich an der Verdichtungszone des Bindegewebes wenig verändert. In den basalen Teilen der Schleimhaut bleibt die Struktur des Bindegewebes fibrocytär und das Stroma hat einen leicht faserigen Charakter angenommen. Die Gefässe bleiben weiterhin gewunden und besitzen einen zarten bindegewebigen Mantel. Sie sind aber wenig verschieden von jenen der Luteinphase I, wie ich sie in Abb. 40 dargestellt habe. Auf eine Besonderheit im Gefässverhalten muss an dieser Stelle Bezug genommen werden. Strauss (1944 *b*) hat speziell darauf hingewiesen und daraus funktionelle Rückschlüsse gezogen. Wir meinen die stark ausgeprägten sklerotischen Veränderungen im Bereich alter Placentarstellen. Das Stroma ist dort narbig verändert, und von den spiralig verlaufenden, mit breiten hyalinen Scheiden umgebenen Gefässen laufen Narbenzüge bis in das Myometrium. Über den basalen Gefässnarben ist die Mucosa wenig verändert. Wir werden später noch einmal in einem anderen Zusammenhang darauf zurückkommen. Das Myometrium ist ohne wesentliche Besonderheiten.

Die bis jetzt beschriebene Morphologie des Endometriums ist charakteristisch für die sogenannte praegravide Phase der Schleimhaut. Sie scheint ohne Ausnahme bei allen Tieren und auch beim Menschen in ihrem typischen Verhalten gleich zu sein und ist als sogenannte Sekretionsphase allgemein bekannt. Die Abb. 35, 38 mögen dafür ein Beleg sein, wie bei allen Tieren mehr oder weniger, das Endometrium eine Auflockerung erfährt und wie offenbar durch das Wachstum die Drüsenschläuche gewunden werden. Abb. 38 zeigt ein Übersichtsbild eines Endometriums während der Luteinphase beim Schaf. Auch da bemerken wir am Epithel eine beginnende Kernverlagerung nach apikal, eine starke Schlängelung der Drüsenschläuche und die beginnende praedeziduale Umformung des subepithelialem Stromas.

Die Veränderungen am Endometrium im Keimbereich.

Die in den beiden Uterushörnern des Tieres Nr. A. T. 19 (Serie 31, 31 *b*) vorhandenen 5 Keime sind alle ungefähr gleichweit

entwickelt; sie sind implantationsreif. Ihre Durchmesser liegen zwischen 70—90 μ (Strauss 1943). Die Zona pellucida ist erhalten. Die Keimblase besteht aus einer Trophoblasthöhle, an deren einen Seite wir den Embryonalknoten erkennen können. Die übrigen Wandstrecken werden von dem einschichtigen Trophoblast eingenommen. Die Bildung des Entoderms hat noch nicht eingesetzt (Abb. 39). Die Keime liegen der Uterusschleimhaut eng an, ohne dass es aber an irgend einer Stelle schon zur Arrosion des Oberflächenepithels gekommen wäre. Und doch bestehen von seiten des Endometriums Veränderungen, die näher zur Betrachtung herangezogen werden sollen. Sie stehen noch im Anfang ihrer Bildung und scheinen geringsfügiger Natur zu sein, erweisen sich aber bei näherer Untersuchung als nicht unerheblich unterschieden von den praegraviden endometrialen Gewebsdifferenzierungen und scheinen ein Beweis dafür zu sein, dass die Schleimhaut durch die Anwesenheit der Keime zu einer Reaktion veranlasst wird. Schon in der Übersichtsaufnahme (Abb. 39) vermögen wir unterhalb des Keimes im Bindegewebe der Schleimhaut eine dreieckförmige, dunkel erscheinende Verdichtungszone wahrzunehmen. (Man vergleiche dazu Abb. 34.)

Das Oberflächenepithel ist im Bereich der Keimblase proliferiert, so dass eine muldenförmige Einsenkung zustande gekommen ist, die mit ihren freien Rändern den Keim fast bis zum Aequator umfasst. Die Epithelzellen zeigen keine als Degenerationserscheinungen zu deutende Veränderungen. In die vom Epithel gebildete Bucht münden stets auch Drüsen ein, so dass der Keim nicht mehr frei in der Uterushöhle liegt, sondern gleichsam in einen Becher aufgenommen worden ist, den die Schleimhaut gebildet hat. Auf der den Keimen gegenüberliegenden Schleimhautseite (wobei wir feststellen wollen, dass wir die eigentliche Implantationsseite nicht mit Sicherheit bezeichnen können!) bemerken wir ausgedehnte Bezirke, in denen die Drüsenschläuche cystisch erweitert sind (Abb. 42). In den erweiterten Drüsen finden wir Sekretschollen und eine Wucherung der Epithelien. Topographisch fallen die Drüsencysten immer mit einem Schleimhautbezirk zusammen, der zwischen zwei zur Implantation sich anschickenden Keimen liegt. Ausserhalb der offenbar zukünftigen Implantationsfelder sind keine cystischen Erweiterungen mehr zu sehen. Hingegen treffen wir dort auf die Gefässveränderungen

alter Placentarbezirke. Ausserhalb der Keimbereiche sind die Drüsenschläuche sehr eng und das Lumen ist frei von Sekret. Zwischen den Drüsenerweiterungen erweist sich das Bindegewebe stark verdichtet, was wohl nur zum Teil auf eine mechanische Wirkung zurückgeführt werden kann. Denn eine Stromaverdichtung hat allenthalben im Keimbereich eingesetzt. Vor allem unter dem Epithel hat sich die parallel zum Epithel verlaufende mehrschichtige Zellzone, die nun vier bis fünf Zellagen umfasst, deutlich dezidual verändert. Die Grenze zwischen Epithel und Stroma ist oft sehr unscharf und bisweilen scheint eine Basalmembran zu fehlen. Der Bezirk des stärker verdichteten Stromas umfasst ungefähr einen Drittel der Schleimhaut und reicht eine Strecke weit in der Längsrichtung des Uterushornes über die Keime hinaus.

Für die Gefässe der Luteinphase II beschrieben wir im Allgemeinen zarte, bindegewebige Scheiden, die vor allem die Schleimhautkapillaren umhüllen. Im Keimbereich sind diese Hüllen viel ausgeprägter und umgeben als zelluläre Scheide die sehr stark verzweigten Schleimhautgefässe (Abb. 41). Diese Gefässe sind vor allem in jenen Schleimhautbezirken gefunden worden, in denen wir die Drüsencysten angetroffen haben.

Parallel zu den Befunden bei *Ericulus* führen wir noch diejenigen bei *Hemicentetes* an. Zur Untersuchung standen uns Serien mit Blastulae im Uterus und der Tube zur Verfügung. Einige der Keime scheinen eben an ihrem Implantationsort angelangt zu sein. Die generellen Veränderungen der Luteinphase sind mit geringfügigen individuellen Abweichungen dieselben und ich kann für beide Objekte die Verhältnisse zusammenfassen. Am Oberflächenepithel steht die Höhenzunahme der Zellen mit den nach der Zellspitze zu verlagerten Kernen im Vordergrund der morphologischen Differenzierung. Die Niveaulinie der Epitheloberfläche ist durch die bestehende Faltung unregelmässig geworden.

Die Drüsen zeigen die bekannte Schlängelung und Verzweigung ihrer Schläuche. Bei *Hemicentetes* scheint die Vakuolenbildung in den Drüsenzellen ausgeprägter zu sein als bei *Ericulus*. Mitosen waren weder im Oberflächenepithel noch im Epithel der Drüsen vorzufinden.

Das Bindegewebe der Schleimhaut zeigt eine etwas weniger deutlich ausgeprägte praedeziduale Umwandlung seiner

Zellen. Die oedematöse Durchtränkung ist — im Vergleich mit einem Tier der metoestrischen Cyklusphase — zurückgegangen. Die Dinge liegen also tatsächlich ganz ähnlich wie bei *Ericulus*. Da der Rückgang des Oedems offenbar unter dem Epithel beginnt, besteht dort eine deutliche stromale Verdichtungszone.

Für den Bereich der Keime haben Bluntschli (1937) und Goetz (1937), die die Frühphasen der Keimentwicklung studiert haben, keine reaktiven Veränderungen beschrieben. In der Tat bereitet es einige Schwierigkeiten, die feinen Unterschiede in der bindegewebigen Struktur der übrigen Schleimhaut gegenüber denjenigen des Keimbezirkes abzugrenzen. Doch macht ein genaues Studium eine stärkere Verdichtung und vermehrte praedeziduale Umwandlung der Zellen unmittelbar unter dem Epithel offenbar (Abb. 43). Dort ist es auch zu einer vermehrten Sprossung der Kapillaren gekommen. Am Epithel selber entstand durch seine Proliferation eine kleine seichte Einbuchtung, die die Blastula (deren Zona pellucida noch erhalten ist) etwas umgreift. Die Drüsen weisen im Keimbereich ebenfalls cystische Erweiterungen auf. Es scheint die keimbedingte morphologische Umwandlung des Endometriums erst in ihren Anfangsstadien zu stehen, weshalb die Bilder nicht so scharft zu zeichnen sind, wie es bei *Ericulus* der Fall war oder wie es die südafrikanischen Forscher für ihre Objekte dartun konnten. In einem späteren Stadium der Entwicklung ist der Keim (Blastocyste, Zona pellucida gesprengt !) mit seiner einen Hälfte in die Schleimhaut eingesunken. Im Gebiet der Einsenkung ist das Epithel der Schleimhaut „zu einem Plasmasee aufgelöst". Im umgebenden Bindegewebe zeigt sich eine starke Faser- und Kapillarvermehrung und es hat eine deutliche Deziduazellbildung eingesetzt (Bluntschli 1937). Da zu diesem Zeitpunkt die Implantation begonnen hat, können die geweblichen Veränderungen nicht mehr in den Bereich unserer Betrachtung fallen.

Die Vagina [1].

Es kann sich in diesem Abschnitt und auch im Rahmen der ganzen Arbeit nicht darum handeln, den vaginalen Cyklus bei den

[1] Zur Verfügung standen nur die Scheiden einer Serie (63*a*) der Ovulationsphase und der Luteinphase II (Ser. 31 *a*). Anderes Material konnte aus Zeitmangel nicht geschnitten werden.

verschiedenen Säugetieren und im Vergleich mit dem Menschen zur Sprache zu bringen. Die Untersuchungen über diese Frage



Abb. 43.

Ausschnitt aus dem Keimbereich des Endometriums vom *Hemicentetes*. Angelagerte Blastula. Leichte Proliferation des Oberflächenepithels, die zur Bildung einer seichten Mulde geführt hat. Unter dem Epithel beginnende Verdichtung des Stromas und vermehrte Kapillarsprossung. (Man vergl. mit Abb. 36.)

Hemicentetes, Ser. 43. Vrgr. ca. 1000-fach.

sind im Jahre 1917 durch die Arbeit von Stockard und Papanicolaou inauguriert worden und das Problem hat im Laufe der

Zeiten eine grosse Zahl von Studien gefunden. Heute ist das Schrifttum so stark angewachsen, dass es kaum zu übersehen ist. Wir beschränken uns nur auf das Wesentliche, vor allem auf die Morphologie der Scheide in der Luteinphase.

Stockard und Papanicolaou beobachteten beim Meerschweinchen gegen das Ende des Prooestrums und speziell im Oestrum das Auftreten von kernlosen, verhornten Zellen im Vaginalsekret. Gegen Ende des Oestrums und im Metoestrum fanden sie vermehrt Leukocyten und die kernlosen, verhornten Zellen in Auflösung begriffen. Sie brachten die beschriebenen Zustandsbilder des Sekretes in einen Zusammenhang mit den ovariellen Phaenomenen und zeigten dann auch die genauen Korrelationen. Long and Evans (1922) beschrieben bei der weissen Ratte und Allen (1922) bei der weissen Maus ebenfalls cyklische Veränderungen an der Vagina. Für das Opossum hat Hartman (1923) die Cyklusphasen der Scheidenschleimhaut genauer untersucht und Courrier (1923) beschreibt eine Verdichtung und Verhornung des Scheidenepithels beim Meerschweinchen zur Zeit der Follikelreife.

Nach den Beobachtungen, die wir bei unserem hartstacheligen Borstenigel *(Ericulus setosus)* machen konnten, treffen auch hier, die in der Literatur für andere Vertreter der Säugetiere niedergelegten Befunde zu.

Die Vaginalschleimhaut eines Tieres der Ovulationsphase (Abb. 46) weist im Vergleich mit jener eines anoestrischen Tieres ein bedeutend höheres Epithel auf. Die Höhenzunahme scheint nun nicht auf einer echten Zellvermehrung zu beruhen — in beiden Fällen bestanden etwa 7—10 Zellagen — als vielmehr auf einer Auflockerung des ganzen Epithels und einer Quellung der einzelnen Zellen. (Auch Stieve (1925) hat beim Menschen ähnliche Vermutungen geäussert.) Die Epithelzellen sind leicht gequollen, ihre Kerne deutlich grösser als im Anoestrum und sie zeigen ein sehr lockeres Karyoplasma. In den obersten Zellagen hat sich der Zusammenhang der einzelnen Zellen gelockert oder zum Teil ganz gelöst. Einzelne Zellen stehen im Begriff sich vom Epithelverband zu lösen. Ihre Kerne sind aufgequollen und ganz blass gefärbt. Im Vaginallumen beobachten wir entsprechend den Vorgängen am Epithel ganze Fetzen abgestossener Zellen, die noch in einem lockeren Zusammenhang stehen, neben einzelnen blassrot (Azan) gefärbten Zellen, deren Kerne kaum recht zu sehen sind. Wieder

andere Epithelzellen lassen eine verwaschene, blassblaue Verfärbung erkennen. Freie Bindegewebszellen oder Leukocyten sind zu dieser Zeit im Scheidenlumen selten anzutreffen; hingegen beobachten wir einzelne durchwandernde Leukocyten im Epithel und im darunter liegenden Bindegewebe.

Das Bindegewebe und die Muskulatur der Scheide sind aufgelockert; die Gefässe strotzend mit Blut gefüllt.

Stellen wir nun diesen Befunden diejenigen gegenüber, die wir an der Scheide eines Tieres der Luteinphase erhoben haben (Abb. 47). Augenfällig ist in erster Linie die Reduktion der Epithelhöhe. Die Zellen sind wesentlich dichter gelagert, weniger oder gar nicht gequollen und in den obersten Lagen deutlich verhornt. An einigen Stellen lösen sich die verhornten Zellschichten und es bilden Hornlamellen neben Schleim und Spermien die Bestandteile des Lumeninhaltes. Die Auflockerung des Scheidenbindegewebes ist nicht mehr so ausgesprochen, während die Gefässe noch immer sehr hyperaemisch sind. Für *Hemicentetes* gelten die eben beschriebenen Verhältnisse auch.

In vergleichender Hinsicht interessieren uns nun die Vorgänge bei den höheren Säugetieren und beim Menschen, für dessen spezielle Verhältnisse wir uns der klassischen Zusammenstellung von Papanicolaou, Traut and Marchetti (1948) bedienen können.

Corner (1923) beschreibt für den Rhesusaffen einen Leukocytenabfall während des Metoestrums. Im Praemenstruum erscheinen sie dann wieder und gleichzeitig setzt auch eine starke Desquamation unverhornter Epithelzellen ein. Beim Menschen sind die Befunde nicht bei allen Autoren gleichlautend. Dierks (1927) findet eine sehr deutlich ausgeprägte Höhenzunahme des Scheidenepithels kurz vor der Ovulation beginnend bis zum Ende des Praemenstruums. Dann setzen in der obersten Epithelschicht degenerative Veränderungen ein, die in einer Chromatolyse und Pyknose der Zellkerne bestehen. Schon vom 7. Tag des Cyklus an macht sich im Vaginalepithel eine Dreischichtung bemerkbar. In der Mitte des Epithels tritt eine, wenige Zellagen umfassende, Verhornungszone auf (Abb. 48). Auf sie folgt lumenwärts eine breite Zone unverhornter, gequollener Zellen, die dann am Ende des Praemenstruums abgestossen wird. Die Verhältnisse sind also analog denen beim Rhesusaffen, wo ja ebenfalls unverhornte Zell-

lagen abgestossen werden. MOSER (1928) versuchte aus dem Vaginalabstrich beim Menschen Rückschlüsse zu ziehen auf die momentane Cyklusphase, kam aber zu einem negativen Resultat und meint, dass der Vaginalabstrich nicht als diagnostisches Mittel Verwendung finden könne.

In einer neuesten Arbeit amerikanischer Autoren (de ALLENDE, SHORR and HARTMAN 1945) werden die Scheidenabstriche vom Rhesusaffen und von der Frau miteinander verglichen.

Beide zeigen eine weitgehende Übereinstimmung in ihrem Zellbild. Beim Rhesusaffen tritt eine sogenannte 2. Verhornungsphase („second peak of the cornfied cells") im Praemenstruum auf, die beim Menschen fehlt. Bei beiden aber besteht die erste Verhornungsphase zur Zeit der Ovulation.

Es wäre interessant zu wissen, ob nicht auch bei *Ericulus* die Verhornung zur Zeit der Luteinphase einer zweiten Verhornungsphase entspräche, wobei eine erste zur Zeit der Follikelreife (ähnlich dem Meerschweinchen) zu erwarten wäre. Bemerkenswert ist das Absinken der Zahl der verhornten Zellen zu Beginn der Luteinphase beim Affen. Bei der Frau steigt die Zahl vorerst an, sinkt dann aber ebenfalls sehr rasch ab.

Die amerikanischen Autoren haben sowohl beim Affen wie bei der Frau die Verhältnisse durch Hormoninjektionen geprüft und bestätigt gefunden.

DISKUSSION DER BEFUNDE

Die cyklischen Veränderungen der Tubenschleimhaut.

Seit ungefähr der Mitte der 80er Jahre des vergangenen Jahrhunderts wurden die Epithelveränderungen an der Tube im Zusammenhang mit der Menstruation verfolgt. LEOPOLD (1877) beschrieb eine starke Hyperämie und Schwellung der Tubenmucosa am ersten Tag der Menstruation und prägte den Begriff der „Tubenmenstruation". Später stützten LANDAU und RHEINSTEIN (1892) die Ausführungen Leopolds. MAINZER (1899) zweifelte an einer echten Menstruation der Tube und machte darauf aufmerksam, dass unter pathologischen Momenten immer Blut in der Tube

anzutreffen sei. Auch Czycewicz (1908) lehnt eine Tubenmenstruation ab. Alle erwähnten Autoren gingen von der Meinung aus, eine allfällige Tubenmenstruation müsste mit einer Blutung einher gehen — eine Annahme, die, wie wir nach den Arbeiten schon von Hitschmann und Adler wissen, nicht unbedingt richtig ist. Denn beide Autoren haben in ihrer Arbeit darauf hingewiesen, dass dann, wenn in der Uterusschleimhaut die Blutung einsetzt, die wesentlichen Momente jener Vorgänge schon abgelaufen sind, die zur Menstruation führen und dass das Hauptgewicht nicht auf die Blutung zu legen ist, sondern auf das, was ihr zeitlich in morphologischer und funktioneller Hinsicht vorausgeht. Ähnliche Überlegungen sind nun grundsätzlich auch auf die Tube anzuwenden, doch wollen wir darauf weiter unten zurückkommen.

Holzbach (1908, cit. n. Schaffner) richtet in seiner vergleichenden Arbeit die Aufmerksamkeit in erster Linie auf das Epithel und versucht dessen morphologische Veränderungen in einen Zusammenhang mit der Brunft zu bringen. Eine eingehende Analyse der sonderbaren Epithelverhältnisse gibt Schaffer (1908) für die Tube der Säugetiere und des Menschen. Er war es, der die beiden Zelltypen — Flimmerzellen und flimmerlose Zellen — klar unterschieden hat und sie genetisch miteinander in Verbindung brachte in der Weise, dass die flimmerlosen Zellen Funktionsstadien der Flimmerzellen sind; ihre Leistung ist eine sekretorische.

Unter den zahlreichen Arbeiten, die eine genaue histologische Analyse des Tubenepithels zum Vorwurf haben, seien nur diejenigen von Moreaux (1913), Westman (1916), Walter (1929) und Mihalik (1934) erwähnt.

Jägerroos (1912) machte als erster darauf aufmerksam, dass das Wesentliche an den Tubenveränderungen nicht die Blutung sei (diese ist sogar das Abnorme), sondern es seien die „cyklischen Veränderungen". In der Folge haben viele Untersucher die epithelialen Umgestaltungen an der Tube mit den Cyklusphasen des Ovars und der Uterusschleimhaut zu koordinieren versucht. Die neueren Arbeiten von Jägerroos (1933), Novak und Everett (1928), Snyder (1924) und Tietze (1929) lassen uns das Problem in folgender Weise resumieren: Im Anschluss an die Menstruation zeigt das Epithel niedrige Flimmerzellen, die etwas von den flimmerlosen überragt werden. Diese zeigen oft eine keulenförmige Gestalt (Stiftchenzellen Schaffers) und ragen gegen das Lumen vor. Sehr

bald aber strecken sich die Flimmerzellen und erreichen mit ihrer Basalknötchenreihe die Höhe der flimmerlosen Zellen. Diese erscheinen dann bald in ihrer Zahl vermindert. Das ist mit dem Ende der zweiten Woche erreicht (Abb. 26). Mit Beginn der zweiten Cyklushälfte findet eine Reduktion der Flimmerzellen statt (Abb. 25, 26). Sie nehmen sowohl an Höhe als auch an Zahl ab bzw. wandeln sich durch Verlust ihrer Cilien in Sekretzellen um. Eine echte Kernausstossung soll beim Menschen nicht stattfinden.

In einer jüngsten Arbeit hat Schaffner (1940) — in Anlehnung an Joel — die cyklischen Veränderungen der menschlichen Tube studiert und die Schleimhautveränderungen analog zur Uterusmucosa in eine Proliferationsphase und in eine Sekretionsphase eingeteilt. Recht aufschlussreich sind die Feststellungen Tietzes (1931) bei Fällen von Ovarialtumoren (Granulosazelltumoren), bei denen er in der Tube von Greisinnen ein sehr jugendliches Epithel vorfand, das ungefähr der Cyklusmitte der geschlechtsreifen Frau entspricht.

Über die Beteiligung des Faltenstromas am Cyklus liegen sehr wenige und uncharakteristische Angaben vor. Es zeigt im Praemenstruum eine leichte Hyperämie und eine geringe Auflockerung der perivaskulären Scheiden, ferner Leukocytenauswanderung während der Menses (Iwata 1929). Joel (1940) sah Gefässprossungen im Faltenstroma am 13.—16. Tag. Iwata berichtet über sklerotische Veränderungen besonders der Venen, die er als eine Menstruationssklerose auffasst.

Auch die Tubenmuskulatur zeigt einen periodischen Wechsel, indem eine Längenzunahme der Fasern während der ersten Cyklushälfte erfolgt, die dann in der Corpus luteum-Phase wieder zurückgeht (Anapolsky 1927).

Bei der offenbar sekretorischen Tätigkeit des Tubenepithels interessierte vor allem die Frage nach dem Charakter des Sekretes. Über das Verhalten des Glykogens (Tröscher 1917, Iwata 1927, Joel 1939 *a*) und der Lipoide (Scheyer 1926, Butomo 1927, Joel 1939 *b*) in den verschiedenen Cyklusphasen gehen die Feststellungen auseinander und lassen sich nicht zu einem allgemein gültigen Bilde abrunden. Lipoide sind nach Joel in allen Cyklusphasen in wechselnder Menge und Verteilung vorhanden, während Butomo die Hauptmenge zur Zeit der Menses auftreten sieht. Ähnlich sind die Beobachtungen Scheyers. Eine eingehende

Bearbeitung hat die Glykogenfrage durch die erwähnten Autoren erfahren. Sie finden die Hauptmenge des Glykogens in den ersten Stadien der Sekretionsphase hauptsächlich in den Flimmerzellen. Gegen Ende der Sekretionsphase nimmt der Gehalt an Glykogen ab. Zu Beginn der Proliferationsphase ist kein Glykogen in den Zellen nachzuweisen. Die Autoren bringen die Abnahme des Glykogens am Ende der Sekretionsphase mit der Ausscheidung ins Lumen in Zusammenhang und sehen in dieser Sekretion eine Ernährungsaufgabe für das Ei während dessen Passage durch die Tube.

Dieses zu den cyklischen Veränderungen an der menschlichen Tubenschleimhaut.

Für die Verhältnisse bei den Säugetieren sind unter den älteren Arbeiten diejenigen von Moreaux (1913) über die Kaninchentube und diejenige von Allen (1922) über die Tube der Maus zu erwähnen. Der Mäuseeileiter zeigt während des Prooestrums und Oestrums eine regelmässige Lagerung der Kerne, die mit dem Einsetzen der metoestrischen Phase langsam gestört wird, dadurch, dass Kernaustritte erfolgen, wobei die Zelle ihre Wimpern verliert, und eine starke Vakuolenbildung in den Zellen einsetzt. Eine genauere Beschreibung des Tubencyklus beim Hund geben Courrier und Gerlinger (1922). Sie versuchen ihre Befunde in einen genauen Einklang zu bringen mit den jeweiligen morphologischen und funktionellen Zuständen am Eierstock. Eine ähnlich eingehende Analyse gibt Snyder (1923) für den Schweineeileiter. Über die Glykogenverhältnisse in der Tubenschleimhaut der Fledermaus unterrichtet uns eine Arbeit von Nakano (1928). Danach tritt Glykogen erst auf, nachdem eine Begattung stattgefunden hat und ist dann bis zur Geburt nachzuweisen. Bei Hemicentetes hat Landau (1938) eine verstärkte Sekretion während der Implantation und in frühen Phasen der Gravidität gesehen.

Schon die alten Autoren (Schaffer, Holzbach und andere) dachten bei den zellulären Umwandlungen an eine Sekretionsleistung und Westman (1916) brachte die häufigen Zellteilungsbilder der flimmerlosen Zellen gerade in einen direkten Zusammenhang mit ihrer sekretorischen Leistung, indem er meinte, dass die erhöhte Anforderung an die Zelle eine schnellere Regeneration erfordere. Erst die genaue Korrelation der epithalialen Umwandlungsbilder mit dem jeweiligen ovariellen Funktionszuständen legte den Gedanken nahe, dass das Tubenepithel die Funktion einer

Drüse versehen könne und Courrier (1945) spricht dann auch folgerichtig von einer „fonction glandulaire de la trompe". Dieser Drüsenfunktion ist dann noch die der Eileiter gegenüber zu stellen. Nur der Vollständigkeit halber sei darauf hingewiesen, dass der alte Streit des ciliaren (Grosser 1915, 1918) und des muskulären (Sobotta 1914, 1916) Eitransportes nicht entschieden ist. Fischel (1914) macht mit Sobotta geltend, dass das cilierte Epithel nicht wesentlich zum Eitransport beitragen könnte, da zu mindest bei seinem Objekt (Mus decum.) dieses eine beschränkte Ausdehnung habe (Isthmus ist ohne Flimmerbesatz!).

Ein Wort noch zur „Tubenmenstruation". Dass eine Menstruation der Tube im Sinne einer Schleimhautabstossung nicht existiert, darf wohl als ausgemacht gelten. Wenn wir aber die cyklischen Umwandlungen im Auge behalten, dann ist daran die Tube ebenso beteiligt wie der übrige Genitaltrakt. Und wir können Joel nicht zustimmen, wenn er die „Tubenmenstruation" (wobei dieser Begriff unrichtig ist) als einen unbiologischen Vorgang ansehen will. Denn das, was bei der Uterusmucosa zur Menstruation führt, nämlich die cyklischen Vorgänge, die unter dem Einfluss der Hormone stehen, sind auch am Tubenepithel vorhanden; und es wäre eigentlich ein Unbeteiligtsein an diesen cyklischen Vorgängen ausserhalb eines normalen Geschehens, wenn wir bedenken, dass die Tube ebenso wie Uterus und Vagina den ehemaligen Müller'schen Schlauch darstellen. Wieviel von dieser Annahme als zu Recht bestehend angenommen werden kann, liesse sich wohl nur durch vergleichende Betrachtungen abklären. Wenn wir uns aber andererseits wieder vor Augen halten, dass in der Sekretionsphase in der Tube so gut wie im Uterus dieselben morphologischen und funktionellen Momente in Erscheinung treten, nämlich die Umwandlung des Epithels zu sezernierendem Epithel und die Sekretionsleistung der Uterindrüsen, ferner in beiden das Auftreten von Lipoiden und Glykogen zur Zeit der Luteinphase, dann können wir die Parallelität beider Erscheinungen nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Ziel der Leistungen wäre in dem einen Fall Ernährung des Eies auf seiner Wanderschaft, im anderen Fall Ernährung des Eies solange es sich nicht selbst ernähren kann, d. h. noch nicht implantiert ist. Die Quelle zu seiner Ernährung befände sich dann in den in der praegraviden Schleimhaut aufgestapelten Nährstoffen.

Das Endometrium.

Die verhältnismässig rasch auf die Ovulation erfolgende Umstellung im morphologischen Verhalten der Uteruschleimhaut darf nun ohne Bedenken den Einflüssen, die vom jungen gelben Körper ausgehen, zugeschrieben werden. Sie besteht ganz allgemein in einer Höhenzunahme des gesamten Endometriums, die vor allem durch die oedematöse Durchtränkung des Bindegewebes bedingt ist und ferner in einem verstärkten Wachstum der Drüsen, deren Epithelien auch zu dieser Zeit zu sezernieren beginnen. Bald macht sich allerdings ein Rückgang des Oedems bemerkbar, der zu einer leichten Verdichtung der Struktur führt und parallel mit ihm geht eine vermehrte praedeziduale Umwandlung der Stromazellen einher. (Van der Horst and Gillman, Wimsatt, Hartman, Schrœder). Die eben geschilderten Merkmale der Luteinphase sind bei allen Säugetieren mehr oder minder genau die gleichen. Man vergleiche etwa die Abbildung der Uterusschleimhaut von *Ericulus* mit derjenigen vom Schaf und vom Rhesusaffen. Die Parallelen der geweblichen Differenzierungen lassen sich bis in die kleinsten Einzelheiten nachweisen und zeigen, dass dem morphologisch erfassbaren Zustandsbild funktionell ein typisches Geschehen zugrunde liegt. In diesem Zusammenhang möchten wir auf das Auftreten der Epithelmitosen in Oberflächen- und Drüsenepithelien hinweisen. Sie treten beim *Ericulus* und *Hemicentetes* vorzüglich während der Ovulationsphase auf, sind aber mit dem Beginn der Luteinphase vollkommen verschwunden, während an ihrer Stelle das Teilungsgeschehen in den Bindegewebszellen des Stromas und der Muskulatur tritt. Dieselben Beobachtungen machte Wimsatt (1944 *b*) bei der Fledermaus *Myotis* und van der Horst and Gillman (1942 *a*) beschreiben ähnliches für *Elephantulus*. Bei anderen Vertretern der Säugetiere liegen die Verhältnisse analog, so beim Hund (Keller 1909), beim *Opossum* (Hartman 1923) und bei der Maus (Allen 1922). Die ausgesprochene Zellvermehrung in der Epithelkomponente der Schleimhaut ist schliesslich nur die nötige Voraussetzung für die während der Luteinphase festgestellte Wachstumszunahme. Wimsatt (1944 *a*) hat sie in Zusammenhang mit der Bildung der Graaf'schen Follikel gebracht, d. h. das Follikelhormon für die Vermehrungsphase in der Epithelkomponente der Schleimhaut verantwortlich gemacht. (Man ver-

gleiche dazu das von uns beim Ovar Gesagte.) Dass mit dem Beginn der Luteinphase die Mitosen aus dem Bild der Epithelien verschwinden, lässt sich doch wohl nur so verstehen, dass die nun einsetzende Sekretion — also die spezifische Arbeit der Zelle — einen Teilungsvorgang nicht mehr zulässt, während auf der anderen Seite die Stromazelle sich teilen kann, wodurch gleichzeitig nicht nur (durch die Vermehrung der Zellen) ein Wachstum und eine Auflockerung erfolgt, sondern das Gewebe auch gleichsam jugendlicher erhalten wird, was für seine zukünftige Aufgabe von nicht unerheblicher Bedeutung zu sein scheint.

Die Umgestaltungsvorgänge, die wir eben darzustellen uns bemühten, und ihr morphologischer Ausdruck, decken sich bei den verschiedenen Säugetieren weitgehend und können in Parallele gesetzt werden zu der „praemenstruellen" Schleimhaut des Menschen, wie sie uns in klassischer Weise von Hitschmann und Adler (1908) und von Schroeder (1914, 1915) beschrieben worden ist und deren Befunde in einer neuesten Arbeit von Hertig and Rock (1945) ihre Bestätigung gefunden haben. Diese Umgestaltungsvorgänge erfassen das gesamte Endometrium in gleicher Weise und sind in ihrem Ablauf nur abhängig von dem Vorhandensein eines gelben Körpers. Sie stellen Anpassungsvorgänge der Schleimhaut für die Eiaufnahme dar und sind der mütterliche Beitrag zu einer Implantation (Strauss 1944 *a*). Wir wollen weiter unten noch eingehender auf die feingeweblichen Einzelheiten, die uns diese praegravide Phase charakterisieren, eintreten. Vorerst soll ein anderes Problem näher zur Sprache kommen.

Schon im Verlaufe der Befundbeschreibung haben wir die Keimbezirke der Schleimhaut als etwas Besonderes von dem übrigen Endometrium unterschieden. Das hatte seine Gründe darin, dass wir Reaktionen von seiten der Schleimhaut beobachten konnten, die dem übrigen Endometrium nicht zukamen, und in denen wir eine Antwort auf die Anwesenheit der Keime erblicken. Wir werden in der Folge diese reaktiven Erscheinungen, wie sie sich an Stroma, Gefässen, Drüsen und Oberflächenepithel von *Ericulus* und *Hemicentetes* abspielen, näher ins Auge fassen und mit den in der Literatur niedergelegten Angaben vergleichen. Es liegt in der Natur der Sache, dass wir Wiederholungen nicht vermeiden können, wenn wir nicht immer in umständlicher Art und Weise auf die Befundbeschreibungen hinweisen wollen.

Am bindegewebigen Stroma des Endometriums beobachteten wir eine ausgesprochene subepitheliale Verdichtungszone. Sie besteht aus einer Lage von mehreren Zellen, die deutlich dezidual umgewandelt erscheinen. Diese Verdichtungszone ist infolge der etwas weiter fortgeschrittenen Dezidualisierung der Zellen unter dem Oberflächenepithel besser charakterisiert, sie ist aber auch nach der Tiefe der Schleimhaut zu recht deutlich nachzuweisen und erfasst etwa einen Drittel der Schleimhauthöhe und geht sowohl cranial als auch caudal noch ein Stück weit über den Blastocystenbereich hinaus. Wir konnten sie auch bei *Hemicentetes*, allerdings in einer weniger prägnanten Form, nachweisen.

Eine entsprechende subepitheliale Verdichtungszone des Stromas findet sich auch bei *Elephantulus* (VAN DER HORST and GILLMAN 1942 *a*). Vorgängig dieser Verdichtung, die nach und nach auch das übrige Endometrium (im Keimbereich) mehr oder minder erfasst, beschrieben die beiden Autoren ein Oedem, das sich subepithelial auszubilden beginnt und von eben dorther sich wieder zurückbildet. Es umfasst nur den mesometralen Schleimhautabschnitt, den Bezirk also, der für *Elephantulus* die zukünftige Implantationsstelle darstellt. Die südafrikanischen Autoren betrachten dieses Oedem als einen Vorläufer des späteren Schwangerschaftsoedems.

Bei *Myotis* (WIMSATT) bestehen die Stromaveränderungen im Keimbereich in einem faserigen Bezirk („fibrous triangle"), der sich scharf vom übrigen Endometrium abhebt. Er umfasst nur einen kleinen Teil des späteren Implantationsareales und die Zellen sind noch leicht fibrocytär, während jene ausserhalb des faserigen Dreiecks, aber noch innerhalb des Keimbereiches, die typische Form der Deziduazellen besitzen. Auch das praeimplantative Schleimhautoedem konnte bei *Myotis* nachgewiesen werden.

Am Gefässapparat sind die Umgestaltungen nicht minder deutlich zu erheben. Wir beschrieben eine zelluläre Bindegewebsscheide um die Kapillaren des Endometriums, die erst von dem Moment an zu sehen ist, wo der Keim der Schleimhaut anliegt. Mehr oder minder deutlich ist sie auch ausserhalb des Keimbereiches um die Gefässkapillaren zu sehen, doch erreicht sie ihre schönste Ausbildung im Keimbereich selbst.

Für *Elephantulus* haben VAN DER HORST and GILLMAN (1946) in den Frühphasen der Gravidität ähnliche Gefässveränderungen

gesehen. Sie erfassen dort nicht nur die Gefässe der Schleimhaut, sondern ebenso jene des Myometriums und die grossen Gefässe des Mesometriums. Sie bestehen in einer zellulären Hülle von Bindegewebe, deren Elemente den typischen Deziduazellen gleichen. Als bedeutungsvoll ist festzuhalten, dass sie erst in dem Moment auftreten, wo der Keim das Blastocystenstadium erreicht hat, aber noch nicht in die Schleimhautoberfläche eingedrungen ist. Vielleicht dürfen wir hier nicht gerade von einer ausgesprochen lokalen und keimbedingten Umgestaltung reden, es verdient aber die Feststellung eine grosse Beachtung, dass bei *Ericulus* die Gefässe im Keimbereich die best differenzierte Gefässhülle tragen.

Über das Verhalten der Uterindrüsen konnten wir bei *Ericulus* und *Hemicentetes* im unmittelbaren Keimbereich ausser geringen Erweiterungen im Mündungsbereich wenig charakteristisches berichten. Dagegen fanden wir ausgedehnte cystische Erweiterungen der Drüsenschläuche und eine vermehrte Schlängelung derselben jeweils in den Schleimhautabschnitten, die zwischen zwei sich zur Implantation anschickenden Keimen liegen. Der Höhepunkt der Cystenausbildung liegt gerade zwischen zwei alten Placentarstellen, fällt also topographisch mit der Mitte jener Schleimhautfelder zusammen, die Strauss (1944 *b*) als besonders geeignet für eine neue Keimeinnistung ansehen will. In diesem Bezirk treffen wir auch die oben erwähnten Gefässveränderungen an. Ausserhalb dieses Areales befinden sich die Narben alter Placentarstellen. Dort sind die kleinen und grossen Gefässe sehr stark hyalin verändert. Ihre hyaline Scheide darf aber nicht mit jener zellulären Bindegewebshülle um die Gefässe des Keimbezirkes verwechselt werden. Strauss u. a. haben aus diesem Gefässverhalten an der alten Placentarstelle und aus der jeweils verschobenen Lage eines neuen Nidationsfeldes auf eine Abgrenzung des Endometriums in sogenannte „Implantationsfelder" geschlossen und daraus weitgehende Konsequenzen im Hinblick auf die Menstruation und ihre Bedeutung für die Implantation gezogen (Strauss 1944 *a* und *b*).

Aus einer Arbeit von van der Horst and Gillman (1941) entnehmen wir die für unser Problem bedeutende Angabe, dass bei *Elephantulus* das Menstruationsfeld mit dem Implantationsfeld zusammenfällt, wobei es in diesem zu einer hochgradigen Erweiterung der Drüsen und zu den bekannten Gefässveränderungen

kommt. Wir erblicken darin ein Analogon zu unseren Feststellungen bei *Ericulus* und *Hemicentetes.* Mit anderen Worten: die endometriale Reaktion, die wir als keimbedingt ansehen, umfasst — wenn wir vorerst die Drüsenveränderungen und die Veränderungen am Gefässapparat im Auge behalten wollen — einen ganz eng umschriebenen Bereich der Schleimhaut. Dieser scheint mit dem zukünftigen Implantationsfeld identisch zu sein und fängt an, morphologisch sich zu differenzieren, noch ehe es zu einem engen Kontakt zwischen Keim und mütterlicher Schleimhaut gekommen ist.

Am Oberflächenepithel gestalten sich die spezifischen keimbedingten Differenzierungen in verschiedenen Graden der Ausbildung. Für unsere Objekte konnten wir lediglich eine leichte Mulden- und Grubenbildung im Epithel *(Hemicentetes, Ericulus)* beschreiben, die offenbar nur einen verschieden entwickelten Zustand ein und desselben Vorganges darstellen.

Bei *Ericulus* münden ausserdem noch Drüsen in die Epithelgrube ein und es kommt zu einer Art Becherbildung der Schleimhaut.

Bei *Myotis* bildet das Epithel eine Art Tasche („pocket“), die sehr an die bei *Elephantulus* beschriebene Eikammer erinnert.

Bei *Elephantulus* sind dann auch die Epithelveränderungen am ausgeprägtesten, indem es, nach einer deutlichen weiteren Höhenzunahme, noch eher der Trophoblast gewuchert ist, zu einer Degeneration der Zellen kommt.

Für den Menschen und den *Rhesus*-Affen liegen die Epithelveränderungen ausserhalb unserer Betrachtungen, weil sie in einem Zeitpunkt erfolgen, wo die Trophoblastschale zu wuchern beginnt und eine direkte Zellalteration durch den Trophoblast nicht mehr ausgeschlossen werden kann.

Des weiteren sind nun die übrigen Veränderungen an der Schleimhaut beim Menschen und beim *Rhesus*-Affen zu verfolgen. Hertig and Rock (1945) beschrieben in einer jüngsten Arbeit zwei menschliche frühimplantierte Keime in einem Alter von 7 und 9 Tagen. In beiden Fällen entspricht das Endometrium dem 22. bezw. 25. Tag eines 28 tägigen Cyklus und zeigt alle morphologischen Merkmale der praegraviden Schleimhaut (Abb. 45). Im Lumen der Drüsen befindet sich glykogenhaltiger Schleim, das Stroma ist mässig oedematös und entbehrt der Mitosen. Im Endo-

metrium mit dem älteren Keim ist die praedeziduale Umwandlung der Bindegewebszellen unter dem Epithel weiter fortgeschritten als es bei der Schleimhaut mit dem jüngeren Ei der Fall ist.

Vergleichen wir nun diese Verhältnisse mit jenen in der unmittelbaren Nachbarschaft der Keime, so fällt sofort die Tatsache in die Augen, dass irgenwelche besondere morphologische Differenzierungen fehlen. Das Endometrium ist in seiner Struktur in keiner Weise anders gebaut als in den keimfreien Abschnitten. Es kann also von einer keimbedingten Reaktion von seiten der Schleimhaut gar nicht die Rede sein. Wir wollen aber gleich festhalten, dass sie nicht ausbleibt, aber in einem Zeitpunkt erfolgt, der mit praeimplantativem Zustand nichts mehr zu tun hat.

Für den *Rhesus*-Affen sind noch frühere Stadien (Keimanlagerung) beschrieben worden (Wislocki and Streeter 1938), aber auch sie zeigen keine Schleimhautreaktion (Abb. 44). Das Endometrium ist in allen seinen Abschnitten — ob Keimbezirk oder nicht — gleich gebaut und entspricht der praegraviden Phase. Post implantationem finden wir aber sofort alle Zeichen einer Gewebsreaktion und diese nicht nur auf der Keimseite, sondern auch auf der gegenüberliegenden Schleimhaut. Doch liegen diese morphologischen Umgestaltungen ausserhalb unserer Betrachtung.

Wie ist nun diese Diskrepanz im Verhalten des Endomestriums bei den verschiedenen Säugetieren und beim Menschen zu erklären ? Warum finden wir bei den einen Vertretern *(Ericulus, Hemicentetes, Elephantulus* und *Myotis)* eine ausgesprochene endometriale Reaktion auf die Anwesenheit des Keimes, und warum nicht beim *Rhesus*-Affen und beim Menschen ?

Wir müssen bei der Formulierung unserer Antwort darauf hinweisen, dass die endometriale Reaktion in beiden Fällen eintritt — nur erscheint sie bei jenen erstgenannten Individuen früher, d. h. praeimplantativ und in der zweitgenannten Gruppe später, nämlich nach der Implantation (genauer: während der Epithelpassage oder gar nach ihr) und ist dann für uns als Reaktion weitaus verständlicher und wohl auch selbstverständlicher, weil das Ei schon in die Schleimhaut eingedrungen ist.

Die Dinge stehen nun offenbar in einem engen Zusammenhang mit dem Entwicklungsstadium der Keime und es scheint der Zeitfaktor mit ein Grund dafür zu sein, ob und wann praeimplantative Gewebsdifferenzierungen auftreten. Bei *Hemicentetes*, *Myotis* und

Elephantulus gelangt das Ei als Blastula, bzw. als Mehrzellenstadium, bzw. als Vierzellenstadium ins Cavum uteri, bei *Ericulus* wohl als Blastocyste, aber mit erhaltener Zona pellucida. In allen Fällen aber erfolgt die Implantation im Stadium der freien Blastocyste und es verstreicht mithin zwischen der Ankunft des Keimes und seiner Einbettung eine Spanne Zeit, während welcher das Endometrium sich in seinem morphologischen Gefüge metamorphosieren kann. In dem Fall aber, wo bereits eine reife Blastocyste in den Uterus eintritt, wie das beim *Rhesus*-Affen und wohl auch beim Menschen die Norm ist, bleibt für eine praeimplantative Reaktion keine Zeit übrig; und es kann daher eine Reaktion auch nicht manifest werden, solange der Keim noch ausserhalb der Schleimhaut (aber ihr angelagert) sich befindet. Ein weiterer Grund liegt wohl auch in der Tatsache, dass die Implantation rasch erfolgen muss, wie aus der neuesten Arbeit von Hertig and Rock hervorgeht. Wenn dann die Umstellungen an Drüsen und Stroma erfolgen, hat die Implantation bereits stattgefunden und ihre Folgen sind für unser kausales Denken fassbarer geworden. (Wir verweisen an dieser Stelle auf die tabellarische Zusammenfassung am Ende des Textes.)

Ähnliche Gedankengänge wie wir sie oben dargelegt haben, haben auch schon van der Horst and Gillman (1942 *b*) geäussert und auch Strauss (1944 *a*) versuchte die eben geschilderten Vorgänge ähnlich zu deuten. Die beiden südafrikanischen Forscher geben der Meinung Ausdruck, die praegravide Schleimhaut bilde sich beim Tod der Eier oder wenn eine Befruchtung ausgeblieben ist, während die frühgravide (praeimplantative) Mucosa faktisch durch die Gegenwart des Keimes bedingt ist. Das bedeutet, dass vom lebenden Ei Einflüsse (welcher Art?) auf die Schleimhaut bestehen, die diese zur Metaporphose anregen. Mit anderen Worten: das Ei verhält sich nicht als ein Fremdkörper, sondern als ein Wesen eigener Art, das dem Endometrium gegenüber seine lebendigen Potenzen geltend macht.

Nach all diesen Befunden und Erkenntnissen stellen sich uns die Verhältnisse so dar, dass wir begrifflich zwei Dinge, die in Tat und Wahrheit ein ganzes Phaenomen ausmachen, zu unterscheiden haben. Es sind das die die Luteinphase begleitenden Veränderungen am Endometrium, die die Schleimhaut als Ganzes erfassen und der morphologische Ausdruck der hormo-

nalen Umstellung sind. Sie sind demjenigen Zustand gleichzustellen, den man beim Menschen als praemenstruelle Schleimhaut bezeichnet hat. Da wir in ihnen die Vorbereitung auf eine zukünftige Eiaufnahme sehen, werden sie als praegravide Schleimhautphase benannt. Ist eine Befruchtung eingetreten und kommt es damit zu einer Implantation, dann treten an der Schleimhaut lokale Anpassungserscheinungen auf, für die wir die Anwesenheit des Keimes verantwortlich machen. Sie erfolgen, noch ehe eine innige Kontaktnahme zwischen Ei und Schleimhaut zustande gekommen ist, bei allen jenen Säugetieren, bei denen zwischen dem Eintritt des Eies in den Uterus und der Implantation eine Spanne Zeit verstreicht, während welcher sich die Umgestaltungen manifestieren können. Sie sind als die eigentlichen praeimplantativen Veränderungen des Endometriums anzusehen. Zeitlich gehen sie den eigentlichen, tiefgreifenden Graviditätsmerkmalen voraus; sie sind aber etwas von den Veränderungen der praegraviden Schleimhautveränderungen in ihrem morphologischen Charakter, wie auch in ihrem Wesen verschiedenes.

Standen bis jetzt die praeimplantativen Anpassungsvorgänge der Schleimhaut im Blickfeld unserer Betrachtungen, so mögen im Folgenden kurz die Verhältnisse der praegraviden Schleimhaut um der Vollständigkeit willen beleuchtet werden. Die hier näher zu erörternden Veränderungen stellen sich, soweit wir es beurteilen können, allmählich während der Tubenpassage der Eier ein. Sie sind für *Ericulus* und *Hemicentetes* eingehend beschrieben worden, gelten aber auch für alle andern Säugetiere und wurden auch beim Menschen während der Tubenpassage beobachtet (Allen, Pratt, Newell and Bland 1930). Die Charakteristika dieser Phase erfassen die Schleimhaut als Ganzes und bilden sich unter dem Einfluss des Gelbkörperhormons aus. Dabei werden nicht nur die Epithelkomponenten des Endometriums von der Vorbereitungsphase erfasst, sondern im gleichen Masse erfahren das Bindegewebe des Stromas und das Myometrium eine weitgehende Auflockerung und stärkere Durchfeuchtung. Der prägnanteste Ausdruck dafür sind die oedematöse Durchtränkung des Stromas und die auffällige Zunahme der Mitosenzahl im Stroma wie auch im Muskelbindegewebe (Stieve 1926). Die sekretorische Leistung der Drüsenepithelien konnte auch an unserem Material durch die Vakuolenbildung und durch das Vor-

handensein des Sekretes in Drüsen- und Uteruslumen belegt werden. Begreiflicherweise sind wir nicht imstande eine Aussage darüber zu machen, welcher Art der Inhalt dieser Vakuolen sei. Für viele Tiere und besonders für den Menschen wurde eine Zunahme des Glykogens und der Lipoide in den Drüsenzellen und im Stroma festgestellt (Aschheim 1915, Driessen 1911, Schröder 1930, Wegelin 1911 und Rossman 1941, cit n. Strauss 1944 *a*).

Parallel mit den Drüsen- und Stromaveränderungen gehen praegravide Gefässumstellungen einher, die zum Teil auch verantwortlich gemacht werden für das Stromaoedem und die leukocytäre Infiltration der praegraviden Mucosa beim Menschen (Markee cit. n. Strauss 1944 *a*). Auch sie sollen der Steuerung durch ovarielle Einflüsse unterliegen.

Epoophoron und Vagina.

Schon Kreutzer (1937) hat die Vermutung geäussert, dass die Bildung des Epoophoron keine rudimentäre sein könne und diese Ansicht durch die Tatsache gestützt, dass das Epoophoron nach der Geburt an Grösse zunimmt und dass ferner die Weite der Kanälchen und ihre Windungen in den verschiedenen Alterssufen nicht gleich sind. Leider stand die ausführliche Arbeit Wichmanns (cit. n. Landau) über die Verhältnisse bei der Frau nicht zur Einsichtnahme zur Verfügung, sodass wir uns hier einer vergleichenden Kritik enthalten müssen. Hingegen hat Landau die Meinung Kreutzers geteilt und wir glauben auch nach unseren Befunden, dass in morphologischer Hinsicht wenigstens das Epoophoron an den cyklischen Veränderungen ebenso beteiligt ist; wie die übrigen Genitalabschnitte. Eine Frage aber muss wohl unbeantwortet bleiben, nämlich die nach dem Charakter des Sekretes und nach seiner physiologischen Bedeutung. Morphologisch bestehen enge Beziehungen des Epoophoron mit dem Periovarialraum, indem sich die Epoophoronkanälchen via rete ovarii in diesen öffnen.

Am Ende unserer Betrachtungen möchten wir noch einmal darauf hinweisen, dass die unter der Wirkung des Gelbkörperhormons stehenden Organe des Genitaltraktes alle ohne Ausnahme dieselben morphologischen und funktionellen Erscheinungen zeigen, nämlich eine Vermehrung ihrer sekretorischen Leistung, eine bessere Durchblutung und Auflockerung ihrer Gewebe. Diese Auf-

lockerung erstreckt sich auch auf die Vagina und betrifft dort in gleicher Weise das Bindegewebe wie das Epithel (Quellung). Eine Sinndeutung der vaginalen Epitheldesquamation zu geben, würde — wenn wir sie in finaler Hinsicht versuchen wollten — wohl ebenso dürftig ausfallen, wie beim Epoophoron. Wenn wir aber von jeder Finalität absehen, so möchten wir sagen, dass es sich auch da offenbar um eine biologische Reminiszenz des Müller'schen Schlauches handelt. Gerade die Einerleiheit der Erscheinungen scheint uns das Typische an den beschriebenen Vorgängen der praegraviden Phase zu sein und wir betrachten dies als einen Fingerzeig dafür, dass eine lebendige Erscheinung, sei sie nun hormonaler oder anderer Art, nie nur ein engumschriebenes, auf ein bestimmtes Organ gerichtetes, funktionelles oder morphologisches Geschehen ist.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Studie ist der Versuch unternommen worden, auf die im Titel der Arbeit [1] gestellte Frage Antwort zu geben. Dazu war es notwendig, die praegraviden Veränderungen von der praeimplantativen Schleimhautreaktion zu trennen.

Die praegravide Umstellung erfasst generell den ganzen Genitaltrakt und ist durch den hormonalen Einfluss des Corpus luteum bedingt. Sie stellt von seiten des Endometriums aus betrachtet den mütterlichen Beitrag zur Implantation dar.

Die praeimplantativen Veränderungen treten nur am Endometrium zutage und dort nur in dem vom Keim als Implantationsort benützten Bezirk. Sie bestehen in einer ausgeprägten Proliferation am Epithel, die zu einer Mulden- oder Grubenbildung führt (*Ericulus*, *Hemicentetes*), bei anderen Säugetieren Grund zu einer Taschenbildung ist.

Am Drüsenapparat zeigt sich die Reaktion in Form cystischer Erweiterungen.

Das Stroma erfährt subepithelial eine starke Verdichtung und eine ausgesprochene deziduale Umwandlung seiner Zellen.

[1] Der Titel der Preisaufgabe lautete: Welche geweblichen Veränderungen im weiblichen Genitalapparat der Säugetiere kennzeichnen die sogenannte Praeimplantationsphase der Schwangeschaft ?

Objekt	Ovar	Tube	Uterusmuscosa	Eintritt des Keimes ins cavum uteri als	Uterusmucosa (Keimbereich)	Implantation als
Ericulus	Corp. lut.	Tubenpassage 4-Zellenstadium	*Luteinphase* *Epithel:* hoch, Kerne apikal, Zellen leicht gequollen *Drüsen:* gewunden, wenig cystisch erweitert, beginnende Sekretion keine Mitosen *Stroma:* Auflockerung, beginnende praeziduale Umbildung der Zellen. Oedem. Mitosen	Blastocyste mit erhaltener zona pellucida	*Keimbedingte Veränderungen* Epithelgruben, cystische Erweiterungen der Drüsen zwischen zwei Keimen. Subepitheliale Verdichtung des Stromas. Celluläre Bindegewebshüllen um die Kapillaren	Blastocyste
Hemicentetes	Corp. lut.	Tubenpassage Blastulae	Luteinphase typisch	Blastula	*Keimbedingte Veränderungen* Epithelgruben, beginnende subepitheliale Verdichtung	Blastocyste
Elephantulus (van der Horst and Gillman 1942*a*)	Cotp. lut.	—	Luteinphase typisch	4-Zellenstadium	*Keimbedingte Veränderungen* Epitheliolyse vor der Trophoblastwucherung, subepitheliale Verdichtung, Drüsencysten	Blastocyste
Myotis (Wimsatt 1944*b*)	Corp. lut.	Tubenpassage 4-Zellenstadium	Luteinphase typisch	Mehrzellenstadium	*Keimbedingte Veränderungen* "Fibrous triangle"	Blastocyste
Macaca mulatta (Wislocki and Streeter 1938)	Corp. lut.	—	Luteinphase typisch	Blastocyste	Keine Reaktion der Mucosa	Blastocyste
Mensch (Hertig and Rock 1945)	Corp. lut.	Tubenpassage	Luteinphase typisch	Blastocyste	Keine Reaktion der Mucosa	Blastocyste

Die Gefässe sind an den praeimplantativen Veränderungen ebenfalls beteiligt. Sie erhalten eine breite zelluläre Bindegewebshülle.

Wir betrachten diese praeimplantativen Differenzierungen als Ausdruck einer Antwort von seiten des Endometriums auf die Keimanwesenheit. Der Keim, als lebendiges Wesen sui generis, vermag offenbar auf uns noch unbekannte Weise, einen Einfluss auf die Schleimhaut auszuüben.

Das Wesen der praeimplantativen Schleimhautveränderungen ist nicht ohne weiteres klar. Sie können als erster Ausdruck der beginnenden Placentation betrachtet werden.

LITERATURVERZEICHNIS

1922. Allen, E. *The Oestrus Cycle in the Mouse.* Am. J. Anat., *30*, 297.

1930. ——, Pratt, J. P., Newell, Q. U. and Bland, L. *Human tubal ova, related early corpora lutea and uterines tubes.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 414, Contr. to Embryol. No. 127, *27*, 45.

1945. Allende de, I. L. C., Shorr, E., Hartman, C. G. *A comparative study of the vaginal smear cycle of the Rhesus monkey and the Human.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 557, Contr. to Embryol. No. 198, *31*, 1.

1927. Anopolsky, D. *Cyclic changes in the size of muscle fibers of the fallopian tube of the sow.* Amer. J. Anat., *40*, 459.

1915. Aschheim, S. *Zur Histologie der Uterusschleimhaut (über das Vorkommen von Fettsubstanzen).* Z. Geburtsh. Gynäk., *77*, 485.

1937. Bluntschli, H. *Die Frühentwicklung eines Centetinen (Hemicentetes semi-spinosus Cuv).* Rev. Suisse Zool., *44*, 271.

1927. Butomo, W. *Zur Frage von den cycklischen Veränderungen in den Tuben (über Tubenlipoide).* Arch. Gynäk., *131*, 307.

1923. Corner, G. W. *Ovulation and Menstruation in Macacus Rhesus.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 75, Contr. to Embryol. No. 75, *15*, 73.

1923. Courrier, R. *La structure de l'épithélium du vagin chez le Cobaye et ses modifications.* C. R. Ass. Anat., Lyon, 145.

1925. —— *Le cycle sexuel de la femelle des mammifères.* Arch. Biol., *34*, 369.

1945. —— *Endocrinologie de la gestation.* Paris, Masson 1945.

1922. —— et GERLINGER, H. *Le cycle glandulaire de l'épithélium de l'oviducte chez la chienne.* C. R. Soc. Biol., *2*, 1363.

1908. CZYZEWICZ, A. *Zur Tubenmenstruation.* Arch. Gynäk., *85*, 197.

1927. DIERKS, K. *Der normale mensuelle Cyklus der menschlichen Vaginalschleimhaut.* Arch. Genäk., *130*, 46.

1911. DRIESSEN, L. F. *Glykogenproduktion, eine physiologische Funktion der Uterindrüsen.* Z. Bl. Gynäk., *35*, 1308.

1949. FEREMUTSCH, K., und STRAUSS, F. *Beitrag zum weiblichen Genital zyklus der madagassischen Centetinen.* Im Druck.

1914. FISCHEL, A. *Zur normalen Anatomie und Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane von Mus decumanus sowie über die experimentelle Erzeugung von Hydro- und Pyosalpinx.* Arch. Entw. Mech, *39*, 578.

1937. GOETZ, R. H. *Studien zur Placentation der Centetiden. Die Implantation und Frühentwicklung von Hemicentetes semispinosus Cuv.* Z. Anat., *107*, 274.

1915. GROSSER, O. *Die Beziehungen zwischen Eileiter und Ei bei den Säugetieren.* Anat. Anz., *48*, 92.

1918. —— *Die Aufgaben des Eileiters der Säugetiere.* Anat. Anz., *50*, 489.

1923. HARTMAN, C. *The oestrus cycle in the Oppossum.* Am. J. Anat., *32*, 353.

1945. HERTIG, A. T. and ROCK, J. *Two human ova of pre-villous stage, having a developmental age of about seven and nine days respectively.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 557, Contr. to Embryol. No. 200, *31*, 65.

1908. HITSCHMANN, F. und ADLER, L. *Der Bau der Uterusschleimhaut des geschlechtsreifen Weibes mit besonderer Berücksichtigung der Menstruation.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *27*, 1.

1941. HORST, C. I. van der, and GILLMAN, I. *The menstrual cycle in Elephantulus.* S. Afr. J. Med. Sci., *6*, 27.

1942*a*. —— *Pre-implantation phenomena in the uterus of Elephantulus.* S. Afr. J. Med. Sci., *7*, 47.

1942*b*. —— *A critical analysis of the early gravid and pre-menstrual phenomena in the uterus of Elephantulus, Macaca and the Human female.* S. Afr. J. Med. Sci., *7*, 134.

1946. —— *The reactions of the uterine blood vessels before, during and after pregnancy in Elephantulus.* S. Afr. J. Med. Sci., *11*, Biol. Suppl., 103.

1929. IWATA, M. *Beiträge zur Morphologie der menschlichen Tube.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *81*, 283.

1912. JÄGERROOS, B. H. *Zur Kenntnis der Veränderungen der Eileiterschwangerschaft während der Menstruation.* Z. Geburtsh. Gynäk., *72*, 28.

1933. —— *Die sexualcyklischen Umwandlungen.* Acta obstetr. scand. *13*, 252.

1939a. Joel, K. *The Glycogen Content of the Fallopian Tubes during the Menstrual Cycle and during the Pregnancy.* J. Obstet. Gynaec. Brit. Emp., *46*, 721.

1939b. —— *The Lipoid Content of the Fallopian Tubes during the Menstrual Cycle and during Pregnancy.* J. Obstet. Gynaec. Brit. Emp., *46*, 731.

1940. —— *Zur Histologie und Histochemie der menschlichen Eileiter während Cyclus und Schwangerschaft.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *110*, 252.

1909. Keller, K. *Über den Bau des Endometriums beim Hunde.* Anat. H., *39*, 309.

1946. Kon, L. *Contribution à l'étude de la néoformation d'ovules chez les mammifères primitifs adultes.* Rev. Suisse Zool., T. 53, p. 597.

1937. Kreutzer, H. *Über die Reste der weiblichen Urogenitalverbindung (Epoophorn und Rete ovarii) bei einigen Säugetieren.* Arch. Néerl. Zool., *3*, 1.

1892. Landau und Rheinstein. *Über das Verhalten der Schleimhäute in verschlossenen und missbildeten Genitalien und über Tubenmenstruation.* Arch. Gynäk., *42*, 273.

1938. Landau, R. *Der ovariale und tubale Abschnitt des Genitaltraktus beim nicht-graviden und beim frühgraviden Hemicentetesweibchen.* Bio-Morph., *1*, 228.

1877. Leopold, G. *Studien über Uterusschleimhaut während Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett.* Arch. Gynäk., *11*, 110.

1922. Long, J. A. and Evans, H. M. *The oestrus cycle in the rat.* Mem. of Univ. California, *6*, 1.

1899. Mainzer, F. *Zur Ætiologie und Therapie der Gynatresien, insbesondere der Haematosalpinx bei Gynatresie.* Arch. Gynäk., *57*, 681.

1940. Markee, J. E. *Menstruation in intraocular endometrial trans plants in the Rhesus monkey.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 518, Contrib. to Embryol. No. 177, *28*, 221.

1934. Mihalik, von, P. *Über die Bildung des Flimmerapparates im Eileiterepithel.* Anat. Anz., *79*, 259.

1913. Moreau, R. *Recherches sur la morphologie et la fonction glandulaire de l'épithélium de la trompe utérine chez les mammifères.* Arch. Anat. Micr., *14*, 515.

1928. Moser, E. M. *Untersuchungen über zyklische Veränderungen der zytologischen Bestandteile des Vaginalsekretes beim Menschen.* Diss. med. Zürich.

1928. Nahano, O. *Über die Verteilung des Glykogens bei den cycklischen Veränderungen in den Geschlechtsorganen der Fledermaus und über die Nahrungsaufnahme der Spermien in den weiblichen Geschlechtswegen.* Fol. Anat. Jap., *6*, 777.

1928. Novak, E. and Everett, H. S. *Cyclical and other variations in the tubal epithelium.* Am J. Ostetr., *16*, 499.

1948. Papanicolaou, G.N., Traut, H.F., and Marchetti A.A. The epithelia of woman's reproductive organs. New York: The Commenwealth Fund.

1941. Rossman, I. *Cyclic changes in the endometrial lipins of the Rhesus monkey.* Am J. Anat., *69*, 187.

1908. Schaffer, J. *Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *28*, 526.

1940. Schaffner, A. *Untersuchungen über die Morphologie und den Glykogengehalt der menschlichen Eileiter.* Diss. med. Basel.

1926. Scheyer, E. *Über die Lipoide der Tube.* Virch. Arch., *262*, 712.

1914. Schröder, R. *Über das Verhalten der Uterusschleimhaut um die Zeit der Menstruation.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *39*, 3.

1915. —— *Anatomische Studien zur normalen und pathologischen Physiologie des Menstruationszyklus.* Arch. Gynäk., *104*, 27.

1930. —— „*Weibliche Genitalorgane*" in: Mollendorff, von Handb. Mikr. Anat. Mensch. Berlin, Springer, Bd., *7*.

1923. Snyder, F. F. *Changes in the Fallopian tube during the ovulation and early pregnancy.* Bull. Johns Hopkins Hosp., *34*, 121.

1924. —— *Changes in the human oviduct during menstrual cycle and pregnancy.* Bull. Johns Hopkins Hosp., *35*, 141.

1914. Sobotta, J. *Zur Frage der Wanderung des Säugetiereies durch den Eileiter.* Anat. Anz., *47*, 448.

1916. —— *Über den Mechanismus der Aufnahme der Eier der Säugetiere in den Eileiter und des Transportes durch diesen in den Uterus.* Anat. H., *54*, 361.

1925. Stieve, H. *Das Schwangerschaftswachstum und die Geburtserweiterung der menschlichen Scheide.* Z. mikr.-anat. F., *3*, 307.

1926. —— *Die regelmässigen Veränderungen der Muskulatur und des Bindegewebes in der menschlichen Gebärmutter in ihrer Abhängigkeit eines gelben Körpers, nebst Beschreibung eines menschlichen Eies im Zustand der ersten Reifeteilung.* Z. mikr.-anat. F., *6*, 351.

1917. Stockard, S. and Papanicolaou, G. *The existence of a typical oestrous cycle in the guinea-pig with a study of its histological and physiological changes.* Am. J. Anat., *22* (war nicht zugänglich).

1938. Strauss, F. *Die Befruchtung und der Vorgang der Ovulation bei Ericulus aus der Familie der Centetiden.* Bio-Morph., *1*, 282.

1939. —— *Die Bildung des Corpus luteum bei Centetiden.* Bio-Morph., *1*, 489.

1943. —— *Die Placentation von Ericulus setosus.* Rev. Suisse Zool., *50*, 17.

1944*a*. —— *Die Implantation des Keimes, die Frühphase der Placentation und die Menstruation.* Bern, Haupt.

1944*b*. —— *Die Abhängigkeit der Implantation von der Anordnung und dem Funktionszustand der Uterusgefässe.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *118*, 249.

1946. —— *Le coussin de la bourse ovarienne chez un Centétidé.* Bull. Histol. appl., *23*, 153.

1929. Tietze, K. *Zur Frage nach den cycklischen Veränderungen des menschlichen Tubenepithels.* Zbl. Gynäk., *53*, 32.

1931. —— *Klinisch-anatomische Studien am Ovarialtumormaterial der Kieler Frauenklinik.* Arch. Gynäk., *146*, 197.

1917. Tröscher, H. *Über Bau und Funktion des Tubenepithels beim Menschen.* Mschr. Geburtsh. Gynäk., *45*, 205.

1929. Walter, L. *Zur Kenntnis der flimmerlosen Epithelzellen der menschlichen Tubenschleimhaut.* Anat. Anz., *67*, 138.

1911. Wegelin, C. *Der Glykogengehalt der menschlichen Uterusschleimhaut.* Zbl. Path., *22*, 1.

1916. Westman, A. *Sezernierende Zellen im Epithel der Tuba uterina Fallopii.* Anat. Anz. ,*49*, 335.

1916. Wichmann, S. E. *Das Epoophoron, seine Anatomie und Entwicklung beim Menschen von der Embryonalzeit bis ins Greisenalter.* Helsinfors (war mir nicht zugänglich).

1944*a*. Wimsatt, W. A. *Growth of the ovarian follicle and ovulation in Myotis lucifugus lucifugus.* Am. J. Anat., *74*, 129.

1944*b*. —— *An analysis of implantation in the bat, Myotis lucifugus lucifugus.* Am. J. Anat., *74*, 355.

1938. Wislocki, G. B. and Streeter, G. L. *On the placentation of the Macaque (Macaca mulatta) from the time of implantation until the formation of the definitive placenta.* Carnegie Inst. Wash. Pub. No. 496, Contr. to Embryol. No. 160, *27*, 1.

ERKLÄRUNGEN DER TAFELN

Tafel 2.

Abb. 1: Detailbild einer ovulierenden Eizelle (Ei II). *Ericulus*, Ser. 62, 4/11 Azan. Vergr. 160-fach (aus Strauss 1938).

Abb. 2: Intrafollikulär befruchtetes Ei im Zweizellenstadium mit Polzelle. *Ericulus*, Ser. 63*b*, 11/9, E-Or. G. Vergr. 360-fach.

Abb. 3: Längsschnitt durch einen jungen Gelbkörper von *Ericulus*. Stielachse längs getroffen. Ser. 64, 34/7, E-Or. G. Vergr. 120-fach (aus Strauss 1939).

Abb. 4: Corpus luteum von *Ericulus* nach erfolgter äusserer Abdeckung. Ser. 31*b*, 66/43, Azan. Vergr. 100-fach (aus Strauss 1939).

Abb. 8: Epoophoronkanälchen von *Hemicentetes*. Luteinphase. Sekretion abgeklungen. Lumeninhalt geronnene Sekretmassen und abgestossene Zellen mit pyknotischen Kernen. Ser. 43*a*, 44/19, E-Or. G. Vergr. 360-fach.

Abb. 5: Epoophoron der Ovulationsphase. Auflockerung des Bindegewebes um die Kanälchen. Vacuolenbildung im Kanälchenepithel. *Ericulus*, Ser. 63*b*, 33/8, E-Or. G. Vergr. 100-fach.

Abb. 6: Epoophoron der Luteinphase. Verdichtung des Bindegewebes, Abnahme der Epithelhöhe, keine Sekretionserscheinungen. *Ericulus*, Ser. 31*b*, 66/32, Azan. Vergr. 100-fach.

Abb. 7: Ausschnitt aus einem Epoophoronkanälchen der Ovulationsphase. Sekret im Lumen. *Ericulus*, Ser. 70, 14/7, E-Or. G. Vergr. 360-fach.

Abb. 25: Menschliche Tubenfalte der beginnenden Sekretionsphase. Auflockerung des Faltenstromas und Gefässprossung. Haematoxylin-Erythrosin. Vergr. 360-fach.

Abb. 26: Tubenepithelverhalten beim Menschen. Links: beginnende Sekretionsphase (junges C. i); rechts: Cyklusmitte, kurz vor Ovulation (Aus Allen, Pratt, Newell and Bland 1930).

Abb. 27: Isthmuspassage eines Zweizellenstadiums von *Ericulus*. Ser. 64*b*, 20/2, E-Or. G. Vergr. 360-fach.

Tafel 3.

Abb. 28: Endometrium während des Höhepunktes der Brunft. Reifer Follikel im Ovar. *Ericulus*, Ser. 36*a*, 16/28, E-Or. G. Vergr. 70-fach.

Abb. 29: Endometrium während der Ovulation. *Ericulus*, Ser. 62, 11/9, Azan. Vergr. 70-fach.

Abb. 30: Endometrium eines späteren Ovulationsstadiums. Man beachte die beginnende Verdichtung im Stroma der oberen Mucosahälfte. *Ericulus*, Ser. 70, 28/10, E-Or. G. Vergr. 70-fach.

Abb. 33: Endometrium der frühen Luteinphase. *Ericulus*, Ser. 64, 18/11. E-Or. G. Vergr. 70-fach.

Abb. 34: Endometrium der späteren Luteinphase. *Ericulus*, Ser. 31*b*, 18/17, Azan. Vergr. 90-fach.

Abb. 35: Endometrium der Luteinphase des Rhesus-Affen (aus Corner 1923).

Abb. 38: Frühe Luteinphase. Uterusmucosa vom Schaf. Leichte subepitheliale Verdichtung mit geringer praedezidualer Umbildung der Stromazellen. Starke Schlängelung der Drüsenschläuche. Azan. Vergr. 100-fach.

Abb. 39: Endometrium im Bereich einer *Ericulus*-blastocyste. Deutlich aust geprägte subepitheliale Verdichtung des Stromas, die sich eine Strecke weinach caudal und cranial vom Keim ausbreitet und mit einem dreieckförmigen Aisläufer fast bis zur Mucosabasais reicht. (Vergl. Abb. 34, wo aus derselben Serie ein keimfreier Endometriumsabschnitt dargestellt ist). ***Ericulus***, Ser. 31*b*, 34/17, Azan. Vergr. 100-fach. (Aus Strauss 1944.)

Abb. 40: Gefässe des Endometriums während der Tubenpassage der Keime. Man beachte vor allem die beiden Kapillaren rechts und links vom grossen Gefäss. Sie zeigen keine bindegewebige Hülle, wie die inder folgenden Abbildung dargestellten Gefässe. ***Ericulus***, Ser. 64, 6/13, Azan. Vergr. 360-fach.

Abb. 41: Kapillaren des Endometriums im Bereiche des Implantationsfeldes der Blastocyste. Stark ausgeprägte Bindegewebshülle um die Kapillaren. Deutliche praedeziduale Zellformen des Stromas. ***Ericulus***. Ser. 31*b*, 39/12, Azan. Vergr. 360-fach.

Abb. 42: Drüsencysteu im Bereich der Keimblasen. ***Ericulus***, Ser. 31*b*, 39/12, Azan. Vergr. 100-fach.

Tafel 4.

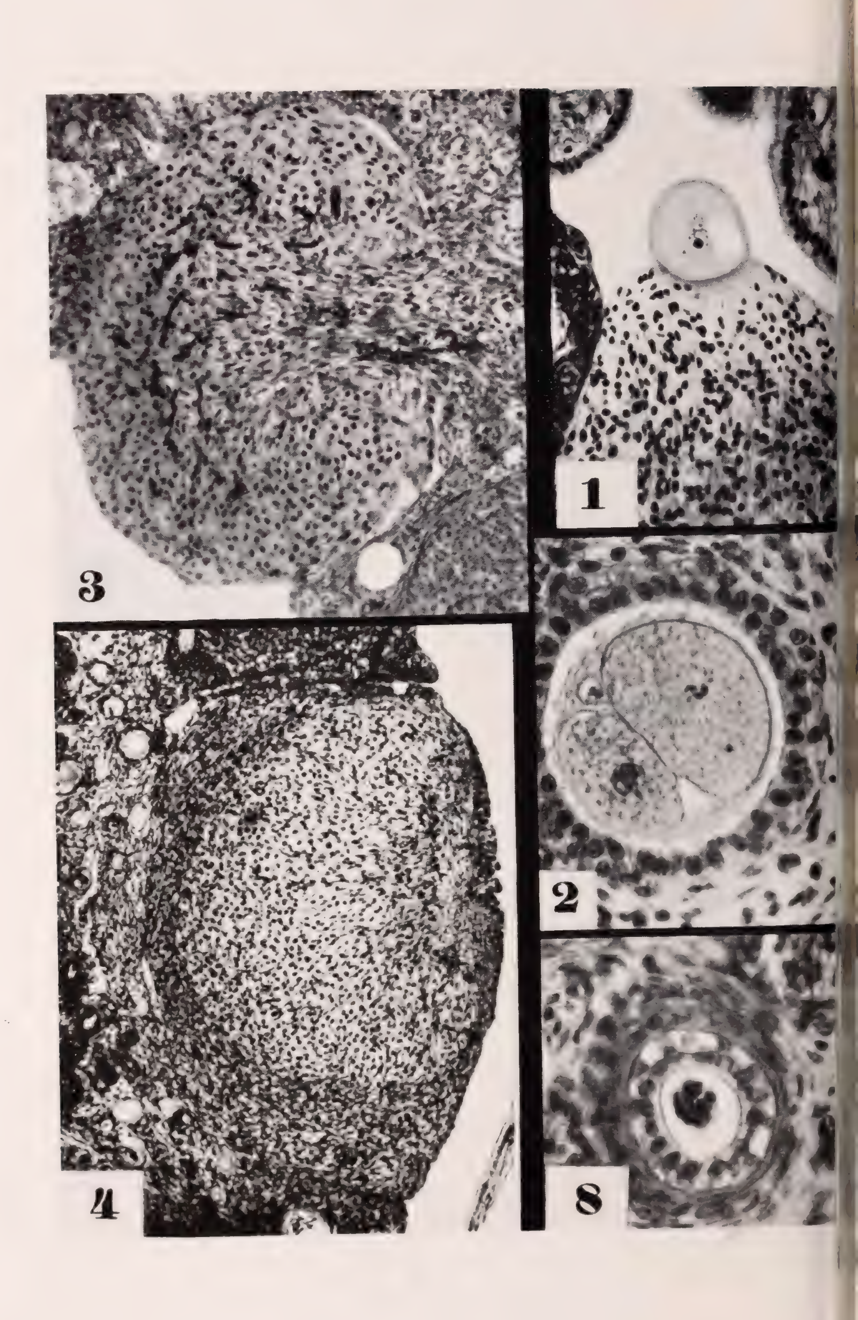
Abb. 44: Endometrium des Rhesus-Affen mit angelagerter Blastocyste. Das Endometrium zeigt das typische Bild der Luteinphase (vergl. Abb. 35). (Aus Wislocki und Streeter 1938.)

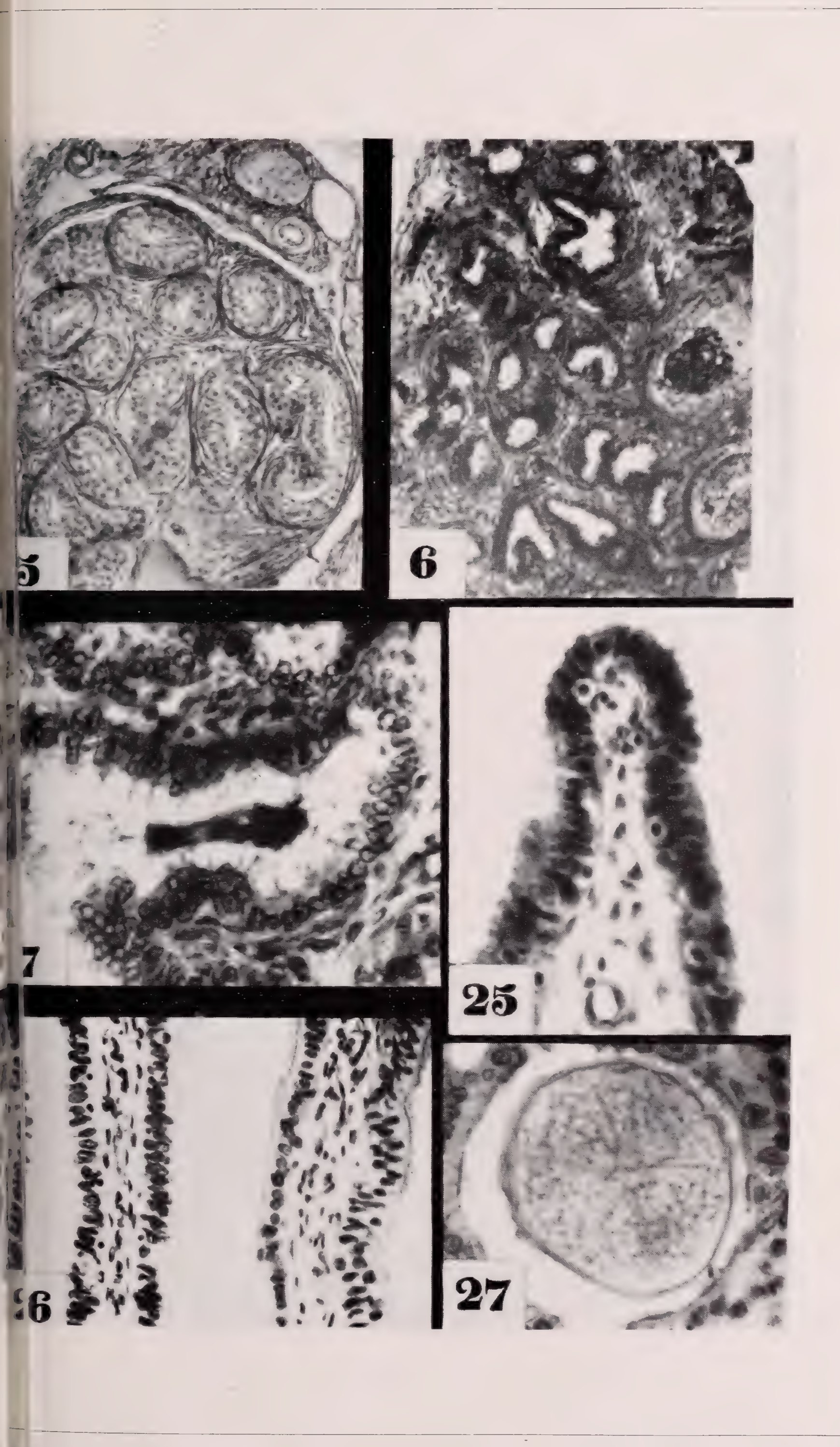
Abb. 45: Menschliches Endometrium mit frisch implantiertem 7 Tage altem Ei. Das Endometrium entspricht dem 22. Cyclustag. Keine Reaktion von seiten der mütterlichen Schleimhaut. (Aus Hertig and Rock 1945.)

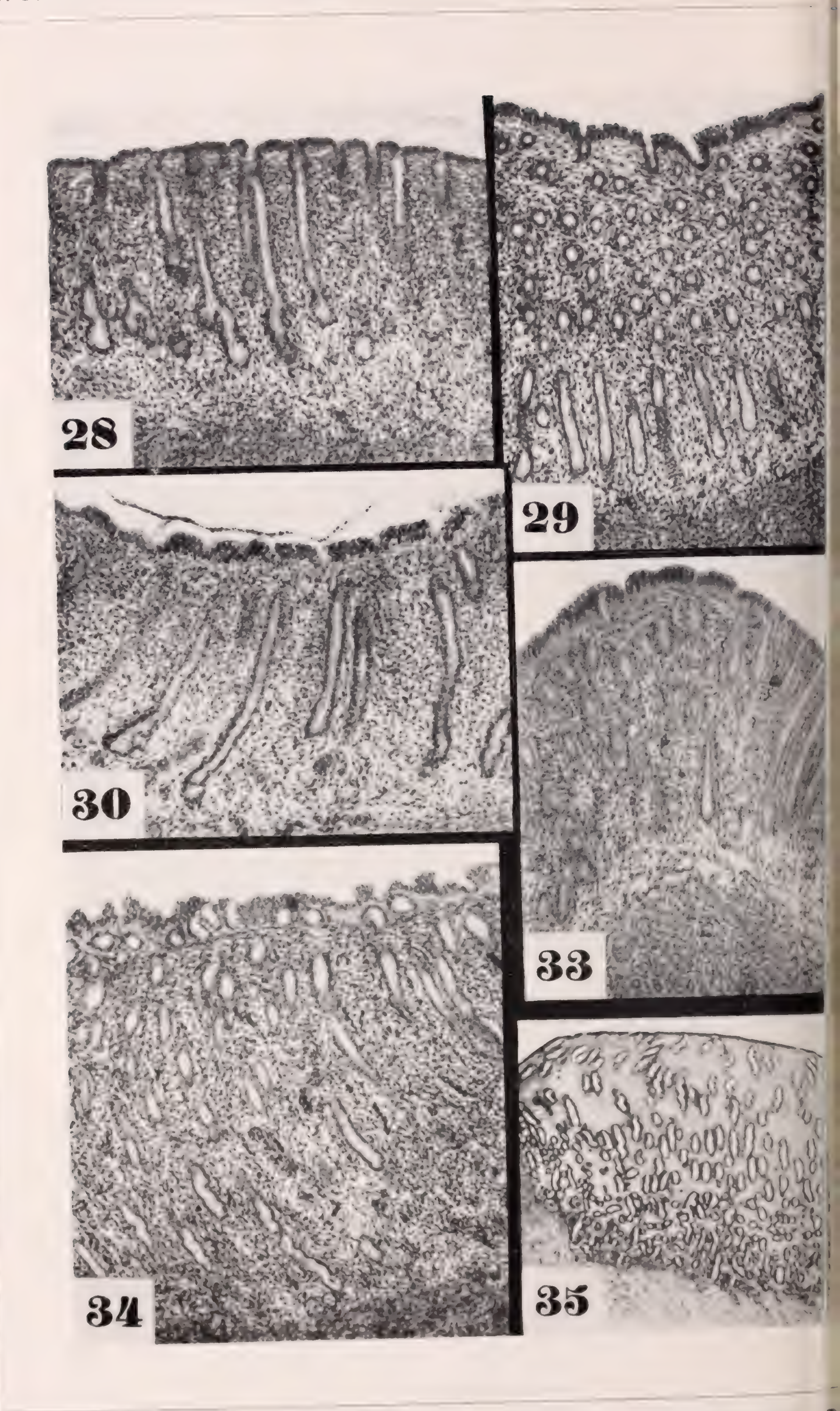
Abb. 46: Vagina. Ovulationsphase. Quellung des Epithels mit Desquamation von Zellen. ***Ericulus***, Ser. 63*a*, 7/5, Azan. Vergr. 40-fach.

Abb. 47: Vagina. Späte Luteinphase. Verhornung der obersten Epithellagen und Desquamation von Hornlamellen. ***Ericulus***, Ser. 31*a*, 9/5, Haem.-Eosin. Vergr. 40-fach.

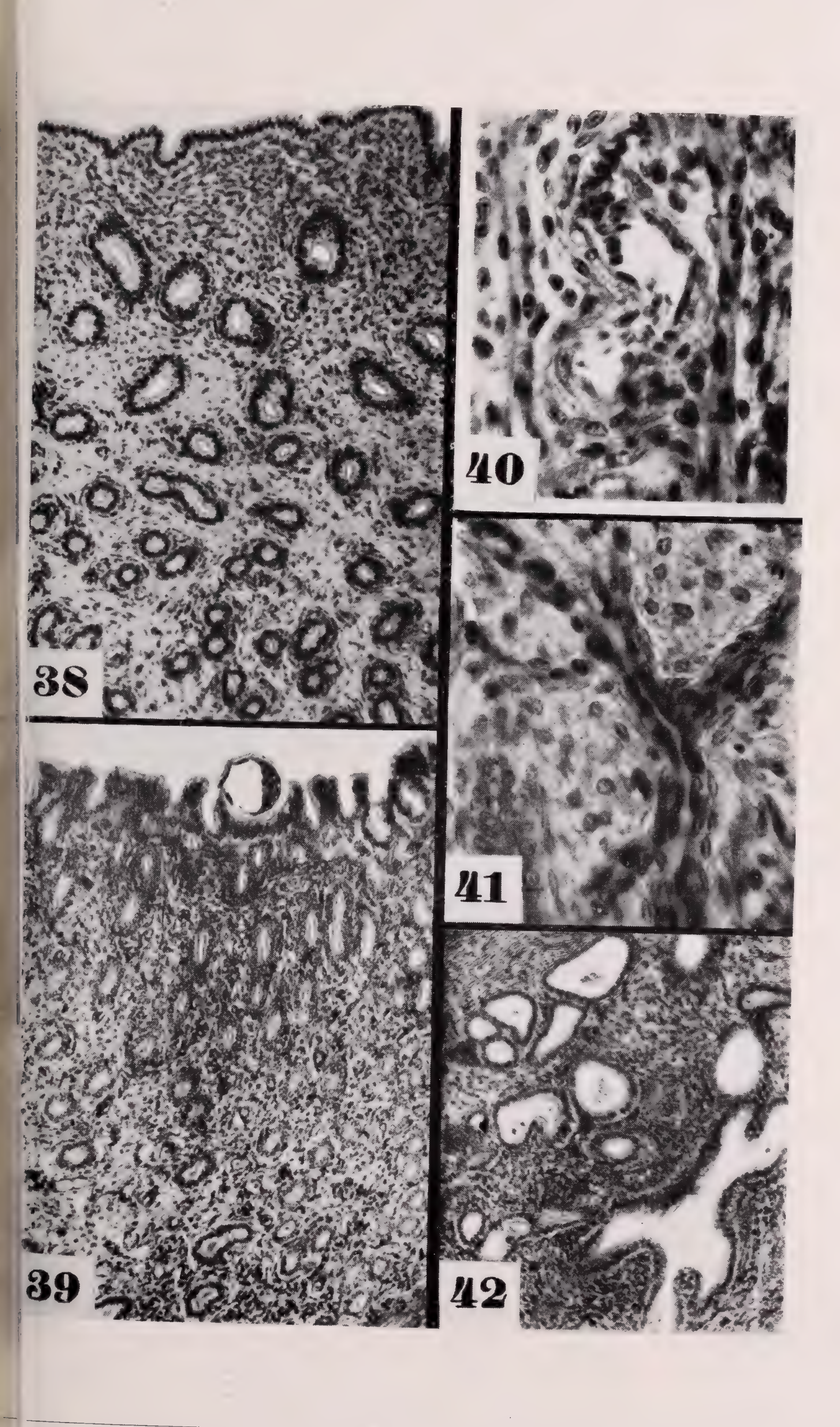
Abb. 48: Vagina der Luteinphase der Frau. Verhornungsstreifen bestehend aus 2—3 Lagen von Zellen in der Mitte des Epithels. Darüber Degeneration und Desquamation unverhornter Epithelzellen. (Aus Dierks 1927.)

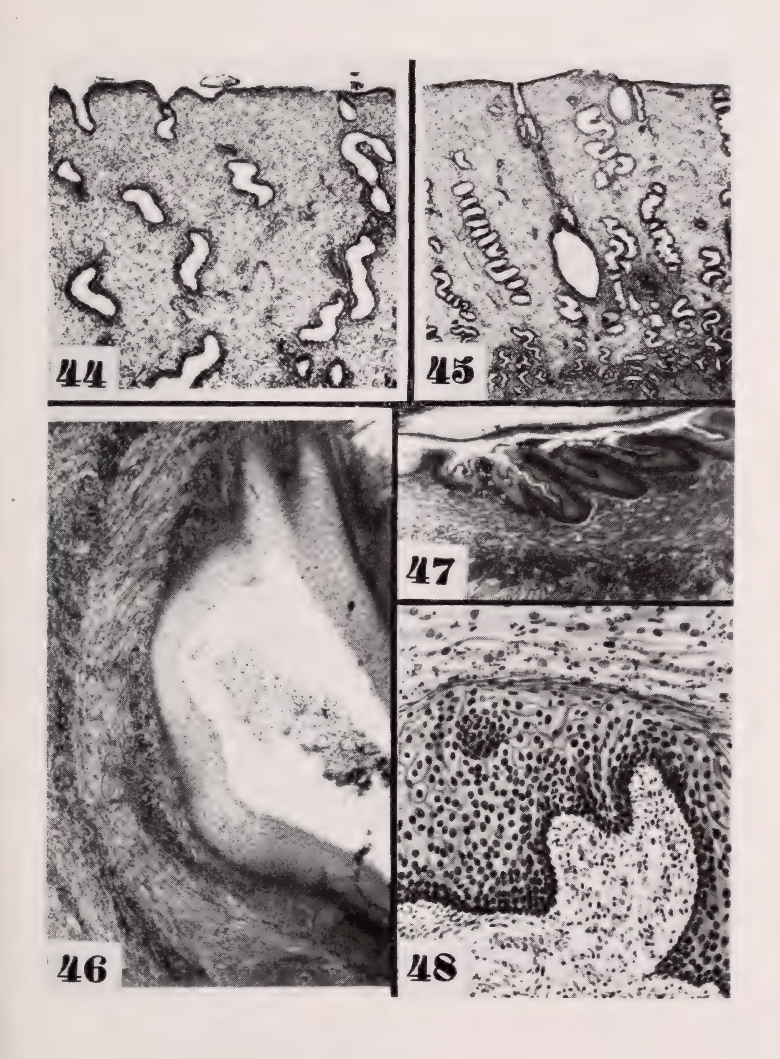

3
1
4
2
8


5
6
7
25
6
27



K. FEREMUTSCH. - P


38
39
40
41
42



FEREMUTSCH. — PRAEGRAVIDE GENTAILTRAKT.

Tome 55, nº 32. — Décembre 1948.

Aus dem Zoologisch-vergleichend anatomischen Institut
der Universität Zürich

Wachstum, Entwicklung und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von Triton

von

Heinz RUTZ

Mit 27 Textabbildungen und 7 Tabellen.

INHALTSÜBERSICHT

I. PROBLEMSTELLUNG [1]

Die vorliegende Arbeit wurde angeregt durch die Untersuchungen von Hadorn (1945*a*) über die Entwicklungsleistungen und Unverträglichkeitskrise der chimärischen Verbindungen zwischen *Triton alpestris* Laur. und *Triton palmatus* Tschudi. Nach diesen vorbereitenden Experimenten war bekannt, dass sich die Chimären sehr weit entwickeln, einzelne sogar die Metamorphose überstehen und ohne sichtbare Beeinträchtigung weiterleben. Die meisten jedoch erleiden kurz vor, während oder nach der Metamorphose eine schwere Krise, die zum Tode führt. Diese Krise, zweifellos eine Folge von Unverträglichkeitsreaktionen zwischen den artverschiedenen Körperteilen, äussert sich vor allem im Zustand des Kreislauf- und Nervensystems und bewirkt in vielen Fällen sehr starke Lähmungserscheinungen.

Humphrey und Burns (1939) haben ähnliche Versuche mit amerikanischen Urodelen *(Amblystoma tigrinum* und *Amblystoma punctatum)* durchgeführt. Auch in ihren Experimenten stellten sich zur Zeit der Metamorphose Störungen im Blutkreislauf sowie Lähmungserscheinungen ein. Die meisten Chimären starben schon innerhalb 48 Stunden nach Erscheinen der ersten Symptome. Die Schädigungen betrafen aber nur die *punctatum*-Regionen. Versuche mit Haut-Transplantaten sowie Hautsekreten von *tigrinum*-Tieren vermochten in normalen *punctatum*-Larven gleichartige Schädigungen zu erzeugen. Humphrey und Burns nehmen deshalb an,

---

[1] Meinem verehrten Lehrer, Prof. Dr. E. Hadorn, möchte ich an dieser Stelle für seine Mühe und Unterstützung während der ganzen Dauer der Arbeit meinen herzlichsten Dank aussprechen. Ebenso danke ich Herrn PD Dr. S. Rosin für seine Anleitung zu den statistischen Untersuchungen.

dass die Unverträglichkeitskrise durch einen Stoff hervorgerufen wird, der in der *tigrinum*-Haut produziert und sehr wahrscheinlich im Blut transportiert wird. Weitere bereits bekannte Ergebnisse werden weiter hinten diskutiert.

Meine Aufgabe bestand darin, die Experimente Hadorns in grösserem Umfange weiterzuführen. Dabei sollte die Sequenz der Erscheinungen eingehender untersucht und die Krise selbst möglichst genau analysiert werden. Darüber hinaus gestattete das umfangreichere Material eine einwandfreie Prüfung der Wachstums- und Metamorphoseverhältnisse.

II. MATERIAL UND METHODIK

Triton alpestris (Alpenmolch) und *Triton palmatus* (Faden- oder Leistenmolch) unterscheiden sich schon als junge Larven ziemlich stark voneinander (Fischberg 1947). Die *alpestris*-Larve ist bedeutend grösser und ausserdem stärker pigmentiert als die *palmatus*-Larve. Die Rückenzeichnung der Adult-Tiere erscheint bei beiden bereits einige Wochen vor der Metamophose; beim Alpenmolch eine blauschwarze Marmorierung, beim Fadenmolch ein dunkelbraunes Band auf hellbraunem Grund (Abb. 6).

Triton alpestris ist auch im Mittelland die weitaus häufigste Molchart der Schweiz. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich von den Zentralalpen aus im Norden bis weit nach Deutschland hinein, im Süden bis nach Italien und in den Balkan. Im Gegensatz dazu ist *Triton palmatus* eine westeuropäische Form, die im Osten wohl noch wenig über die Rheingrenze hinausgekommen ist. In der Schweiz ist sie nördlich der Alpen bis zu einer Höhe von 850 m sehr häufig (Goeldi, 1914). Die beiden Species sind in der Natur völlig getrennt. Obwohl *Triton palmatus* in unserer Gegend fast stets nur in Gesellschaft von *alpestris*-Tieren gefunden wird (Rutz, 1946), sind keine Bastardformen bekannt. Künstliche Bastard-Besamung von Ovidukt-Eiern gelingt in vitro, doch sind die Entwicklungsleistungen der reziproken Bastarde nicht genauer untersucht. Dagegen weiss man, dass merogonische Kombinationen der beiden Arten nur wenige Tage leben: *alpestris* (♀) × *palmatus* ♂ im besten Fall bis zum Schluss der Medullarwülste, *palmatus* (♀) × *alpestris* ♂ bis zu einem Stadium mit flachen Kiemenbuckeln, ca. 27 Mesodermsegmenten und erstem Pigment (Baltzer, 1940).

Die Adulttiere werden zu Beginn der Laichzeit (April) gefangen und in grossen Aquarien gehalten. Bei guter Pflege und Fütterung legen sie bis Ende Juni Eier ab. Diese werden vom Gras abgestreift und 15—30 Sekunden in 80% Alkohol sterilisiert, dann in einer frischen Schale mit sterilem Brunnenwasser gespült. Nach dieser Sterilisation dürfen alle Manipulationen bis zur ersten Fütterung der Larven nur in sterilen Gefässen und mit sterilen Instrumenten ausgeführt werden. In einer dritten Schale werden dann die Eier mit Hilfe einer Uhrmacherpincette und einer Pincettenschere aus der Gallerthülle befreit und bei einer Temperatur von 18 Grad aufgezogen. Bis nach Beendigung der Gastrulation (durchschnittlich 3 Tage) werden sie nun in einer geschlossenen Schale gehalten. Am Ende des zweiten Tages werden die *alpestris*-Keime mit Nilblausulfat vital gefärbt. Dies ermöglicht später eine genaue Kontrolle der Materialgrenzen.

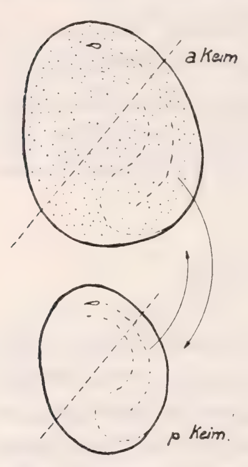


ABB. 1.

Operationsschema. Oben der grosse, vital gefärbte *alpestris*-Keim, unten der *palmatus*-Keim. In beiden Fällen liegt der Urmund oben, während die bereits angedeutete Neuralplatte nach rechts gedreht ist. Eine a-p Chimäre erhält die „Neuralhälfte" des a-Keims und die „Urmundhälfte" des p-Keims, ein p-a Tier entsprechend p-Vorderteil (Neuralteil) und a-Urmundhälfte.

Am dritten Tag sind die Embryonen meist soweit entwickelt, dass sie operiert werden können. Als beste Stadien erwiesen sich Endgastrula (senkrecht stehender Urmund) und beginnende Neurula (Erscheinen der dorsalen Medianrinne). Die Keime werden in einer Halbrundschale mit einer ca. 5 mm hohen Agar-Schicht unter dem Binokular operiert. Mit Hilfe eines heissen Glasknopfes werden Löcher von der Grösse einer Gastrula-Hemisphäre in die Agarschicht geschmolzen. Über den Agarboden kommt eine ca. 5—10 mm hohe Schicht von steriler Holtfreter-Lösung) [1]. Vor der Operation wird die Schale nochmals kurz mit dem Bunsenbrenner ausgeflammt. Dann werden mit der Pipette die beiden Keime ins Schälchen gebracht und mit Hilfe der Präpariernadel richtig orientiert, um falsche oder ungenaue Schnitte möglichst zu vermeiden. Der Schnitt (mit einem Platindrähtchen von 0,05 mm Durchmesser) von dorsal caudal nach ventral cranial wird rasch durchgeführt, damit man keine gefransten Schnittränder erhält und den Dotterverlust auf ein Minimum beschränken kann (Abb. 1). Mit Hilfe zweier Präpariernadeln werden nun die beiden Hälften des grössern *alpestris*-Keims in zwei passende Löcher der Agarschicht gebracht und die dazugehörigen

[1] Holtfreter-Lösung: 3,5 g NaCl, 0,05 gr KCl, 0,6 gr $CaCl_2$, 0,2 gr $NaHCO_3$, 1000 cm³ aqua dest.

Teile des *palmatus*-Keims darübergestülpt. Wenn die *palmatus*-Keime zu klein sind, können sie, ohne dass man sie zerreisst, leicht mit den Nadeln ausgebreitet werden. Man vermeidet dadurch, dass ektodermlose Stellen entstehen, welche früher oder später meist gefährliche Infektionen, Blasen oder Wucherungen verursachen.

Zur Weiterentwicklung wurden die Keime am nächsten Tag aus der Operationsschale entfernt und einzeln in frische Schalen mit Agarboden gebracht. Auch für die Aufzucht wurde sterile Holtfreter-Lösung verwendet, diesmal aber auf ½ verdünnt. Sofern möglich, drehte ich schon wenige Stunden nach der Operation die Medullarplatte nach oben. Die bereits während der folgenden Nacht einsetzende Neurulation verlief so ungestörter.

Wir werden im Folgenden die *alpestris*-Teile immer mit *a*, die *palmatus*-Stücke mit p bezeichnen. Mit a-p wird ein Tier symbolisiert, das einen *alpestris*-Kopf und einen *palmatus*-Rumpf hat; eine p-a Chimäre dagegen besteht aus p-Vorderteil und *a*-Rumpf. Bei den dorsoventralen Chimären sind die Bezeichnungen entsprechend mit a/p und p/a (dorsaler/ventraler Partner) gewählt.

Als Grundlage für die Stadieneinteilung diente die Arbeit Glücksohn (1931), da sie vor allem für die erste Larvalzeit eine sehr genaue Untersuchung ermöglicht. Die für *Triton taeniatus* Leydig festgestellten Stadien dürfen auf *Triton alpestris* und *Triton palmatus* übertragen werden, da die Unterschiede gering sind und für unsere Untersuchungen keine Rolle spielen. S. Glücksohn schreibt in ihrer Arbeit selbst, dass sie *T.taeniatus* und *T. palmatus* nicht mit Sicherheit zu unterscheiden vermöge.

III. ENTWICKLUNGSVERLAUF

1. Embryonalentwicklung.

Von entscheidender Bedeutung für die spätere Entwicklung ist der Verlauf der Neurulation. Das Neuralektoderm muss vollkommen glatt verheilen, es dürfen auf keinen Fall Dotterzellen zwischen den Wundrändern eingeklemmt werden. Sofern die Keime richtig zerschnitten und bei der Operation gut orientiert werden, entwickeln sie sich in den meisten Fällen sehr weit, wenn sie nicht einer Infektion zum Opfer fallen. Im ersten Jahr stieg die Infektionsrate mit höher werdender Aussentemperatur auf ein untragbares Mass, sodass für die Aufzucht später ein Thermostat (18 Grad) verwendet wurde. Trotz peinlicher Sauberkeit und Vorsicht ging auch dann noch ein Drittel aller Keime zugrunde.

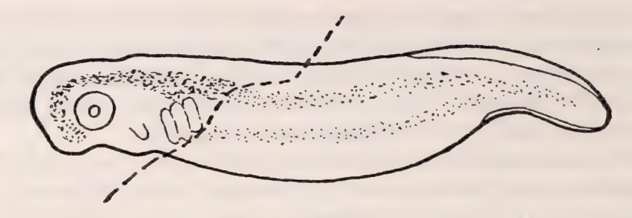


Abb. 2.
Verlauf der Materialgrenze (——) bei den Querchimären.



Abb. 3.
Reziprokes Chimärenpaar zur Zeit des Fressbeginns.
a-p Partner (rechts): 14 mm lang
p-a Partner (links): 15 mm lang.

Für das eigentliche Problem der Arbeit kamen die Tiere erst nach Beginn der Fütterung in Frage. Bei möglichst steriler und technisch guter Arbeit konnte man mit einer Erfolgsquote von 15—20% rechnen. Ein Drittel ging, wie oben bereits gesagt, infolge Infektion zugrunde. Rund 40% aller operierten Keime wurden zu Krüppeln: Ausser den oben erwähnten Neurulationsstörungen führten sehr oft kleine Ektodermlücken zu starken Wucherungen, oder es traten an besonders empfindlichen Stellen wie Nacken, Herz, Kiemen etc. Blasen auf. Überraschend gering waren die Verluste infolge nicht ganz genauer Schnittführung bei der Operation. Wenn zum Beispiel in der Rumpfregion ein kleinerer Materialdefekt oder ein geringes „Zuviel" entsteht, so können derartige Unregelmässigkeiten später noch leicht ausgeglichen werden. Nur 3—5% gehören zu diesen „Operationskrüppeln", bei denen meist eine harmonische Kopfausbildung fehlt. In seltenen Fällen zeigen die Tiere keinen Schnappreflex; andere schnappen den Bissen wohl, können ihn aber nicht schlucken, vermutlich infolge Abnormitäten in der Schlundgegend.

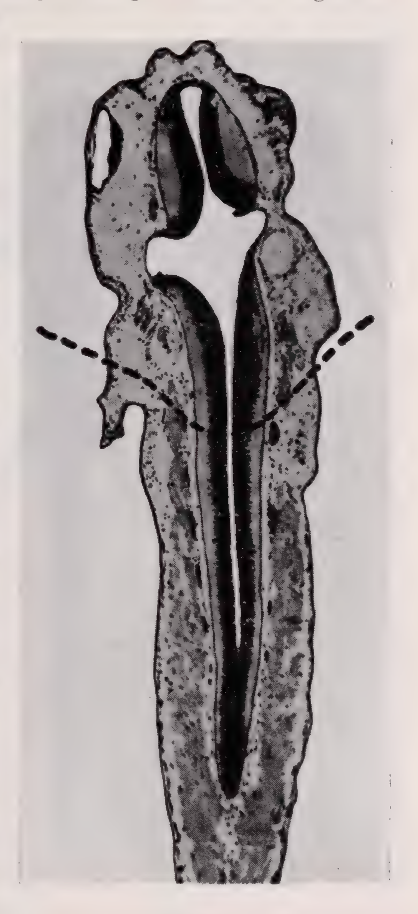


Abb. 4.
Frontalschnitt durch eine a-p Chimäre am Ende der Embryonalentwicklung (Stadium 46, Glücksohn). Die Verwachsungs- und Materialgrenzen sind nicht mehr zu erkennen (——). Vergrösserung 35×.

Während der Embyonalentwicklung verschmelzen die artverschiedenen Teile zu einer Einheit. Die Grenzen sind nicht einmal mehr im Schnittpräparat zu erkennen. Nur äusserlich unterscheiden sich Vorderund Hinterteil noch durch Reste des Vitalfarbstoffes und Unterschiede in der Pigmentierung. Entsprechend der Schnittführung liegt die Verwachsungsstelle dorsal in der Vorderhälfte des Rückenmarks, ventral zwischen Vorderextremitätenbuckel und Kiemen. Die Abbildung 2 zeigt einen typischen Fall.

2. Larvale Entwicklung.

Die Abbildung 3 zeigt ein reziprokes Paar zur Zeit des Fressbeginns. Die abnorm werdenden Proportionen zwischen Kopf und Rumpf der Chimären sind unschwer zu erkennen, besonders deutlich bei der *a-p* Kombination. Im übrigen geben auch die Pigmentierungsunterschiede die Materialgrenzen an. Die Melanophoren der *a*-Haut erscheinen bedeutend grösser und ordnen sich bereits deutlich zu zwei Längsreihen.



Abb. 5.

Gleiches Chimärenpaar wie Abb. 3, vier Wochen nach Fressbeginn; Stadium 60, Glücksohn. Der Grössenunterschied ist sehr deutlich geworden.
a-p Partner (links): 24 mm lang
p-a Partner (rechts): 27,5 mm lang.

Aus einem Frontalschnitt durch eine *a-p* Chimäre am Ende der Embryonalentwicklung, Stadium 46 (Abb. 4), ist klar ersichtlich, dass das aus Teilen beider Arten hervorgegangene Zentralnervensystem zu einer Einheit geworden ist. Selbst bei stärkster Vergrösserung sind keine Grenzen zu erkennen.

Die Unterschiede in Grösse und Pigmentierung werden während der folgenden Wochen zunehmend deutlicher. Die Abbildungen 3, 5, 6 demonstrieren Wachstum und Entwicklung eines reziproken Paares bis über die Metamorphose hinaus. Schon mehrere Wochen vorher wird die larvale Färbung durch das Zeichnungsmuster des adulten Tieres resetzt. Die *p*-Teile

werden hellbraun (der Körper mit dunklen Zickzackstreifen), während die *a*-Bezirke die blauschwarze Marmorzeichnung annehmen.



ABB. 6.
Das gleiche Chimärenpaar wie Abb. 3 und 5. Beide Partner metamorphosiert und voll ausgefärbt, 190 Tage alt. Beide sind ca. 45 mm lang.

Wie wir später eingehender besprechen werden, treten kurze Zeit vor oder während der Metamorphose bei den meisten Tieren starke Störungen auf, vor allem Lähmungserscheinungen und lokal

begrenzte Stasen in der Blutbewegung. Bei der Mehrzahl führen sie zum Tode; nur wenige überstehen die Metamorphose. Solche Ausnahmetiere sind in der Abbildung 6 dargestellt.

Da die Analyse dieser Unverträglichkeitskrise zu meiner Hauptaufgabe wurde, soll sie in einem eigenen Abschnitt behandelt werden. Zunächst aber möchte ich eine Übersicht über die Zeit des Metamorphose-Eintrittes geben.

3. Zeitpunkt der Metamorphose.

Gleichzeitig mit den Chimären wurde auch eine Anzahl von Kontrolltieren unter denselben Zuchtbedingungen gehalten. Auch hier befanden sich in einer Schale nur zwei Tiere, und zwar je eine Kontrolle beider Arten. Als massgebenden Zeitpunkt wählte ich den Tag des An-Land-Gehens. Es ist zu erwarten, dass für die Metamorphose der Vorderteil mit Hypophyse und Schilddrüse die entscheidende Rolle übernimmt. Demnach müssten die a-p Chimären gleichzeitig mit den a-Kontrollen, die p-a Chimären mit den p-Kontrollen metamorphosieren.

Tabelle 1. — *Übersicht über die Metamorphosezeiten.*

	Anzahl Tiere	Metamorphosealter (Tage)			Mittlere Differenz zu den Kontrollen
		Minimum	Mittel	Maximum	
a-Kontrollen	7	87	120	130	
p-Kontrollen	4	53	55	57	
a-p Chimären	5	80	108	138	— 12
p-a Chimären	7	61	73	86	+ 18

Die Metamorphosezeiten der beiden Kontrollen liegen recht weit auseinander; unsere Versuchsanordnung ist also ausserordentlich günstig (Tab. 1). Die statistische Prüfung (Tab. 2) ergibt denn auch einen einwandfreien Unterschied sowohl zwischen beiden Kontrollarten (1) als auch zwischen den beiden Chimärentypen (2). Aber auch zwischen den Chimären und den ihnen nicht entsprechenden Kontrollen (5 und 6) sind die Unterschiede gesichert. Die

Tabelle 2. — *Statistische Prüfung der Metamorphose-Differenzen.* (t-Test, vgl. Linder, 1945).

		M	N	n	t	P	Resultat
1	a-Kontrollen p-Kontrollen	120 55	7 4	9	8,8	< 1 ‰	Unterschied
2	a-p Chimären p-a Chimären	108 73	5 7	10	3,2	> 1 ‰ < 1%	Unterschied
3	a-Kontrollen a-p Chimären	120 108	7 5	10	1,13	> 5%	Kein Unterschied
4	p-Kontrollen p-a Chimären	55 73	4 7	9	3,09	> 1% < 5%	Suspect
5	a-Kontrollen p-a Chimären	120 73	7 7	12	6,69	< 1 ‰	Unterschied
6	p-Kontrollen a-p Chimären	55 108	4 5	7	4,07	> 1 ‰ < 1%	Unterschied

statistische Prüfung der Resultate gestattet den Schluss, dass der Kopfteil den Zeitpunkt der Metamorphose bestimmt (3 und 4). Theoretisch wäre es allerdings durchaus möglich, dass der a-Kopf, der für den grossen a-Körper 120 Tage benötigt, den kleinen p-Rumpf schon in kürzerer Zeit metamorphosiert, und umgekehrt der kleine p-Kopf für den grossen a-Körper mehr als 55 Tage braucht. Obschon sich ein solcher Einfluss des Rumpfes im Sinne einer Vor- oder Rückverschiebung der Metamorphose bei unserer kleinen Zahl von Tieren statistisch nicht nachweisen lässt, möchte ich doch darauf hinweisen, dass beide Mittelwerte für die Chimären in dieser theoretisch zu erwartenden Richtung abweichen. Die a-p Chimären benötigen 108 gegenüber 120 Tagen bei a-Kontrollen, die p-a Tiere 73 gegenüber 55 Tagen bei p-Kontrollen.

4. Die Artspezifität der Wachstumsrate.

Wie wir bereits feststellten, sind bei den Chimären die Proportionen zwischen Kopf und Rumpf deutlich verschieden von denjenigen der Kontrolltiere. Es fragt sich aber, ob Vorder- und Hinterhälfte mosaikartig, d. h. streng artgemäss weiterwachsen

oder ob die beiden Teile während des Larvenlebens derart aufeinander wirken, dass sich das Verhältnis immer mehr demjenigen der Normaltiere nähert. Die Chimären wurden deshalb von Stadium 46/47 (GLÜCKSOHN, Beginn der Fütterung) an während 10 Wochen je einmal pro Woche gemessen. Die Messung wurde in Chloreton-Narkose durchgeführt. Die Larven lagen in einer flachen Glasschale, unter die ein Objektmikrometer gelegt wurde. Die Binokular-Vergrösserung genügte zur genauen Messung bis $^1/_4$ mm. Die Abbildung 7 zeigt, welche Masse bestimmt wurden.

In den später angeführten Kurven der Mittelwerte (Abb. 8 und 9) sind auf der Abszisse die Stadien nach GLÜCKSOHN (1931), auf der Ordinate die dazugehörenden Durchschnittswerte in Millimetern aufgetragen. Zum bessern Verständnis der Kurven sollen einige der in Frage kommenden Stadien kurz charakterisiert werden.

TABELLE 3. — *Charakterisierung einiger Glücksohn-Stadien.*
Entwicklungsverlauf bei einer Aufzuchttemperatur von 18 Grad.

Stadium	Charakterisierung	Alter
46	Balancerreduktion abgeschlossen. Beginn der Fütterung. 3. Zehe des Vorderbeins zapfenförmig. Numerierung der Tage von der ersten Fütterung an.	0 Tage
48	Anlagen der Hinterbeinknospen als kleine Höcker sichtbar	6 Tage
50	Hinterbeinknospen sind caudal gerichtete kurze Zapfen, etwas länger als breit	9 Tage
52	Am Hinterbeinzapfen erste Anlagen der Zehen 1 + 2	13 Tage
54	Zehenplatte an der fibularen Seite des Hinterbeines als grosse Ausbuchtung deutlich sichtbar	16 Tage
56	Hinterzehen 1 und 3 ungefähr gleich lang, Zehe 2 doppelt so lang	21 Tage
58	Hinterzehen 2 und 3 gleich lang, 1 und 4 bedeutend kürzer	28 Tage
60	5. Hinterzehe ist erschienen, ca. $^1/_3$ so lang wie die erste	47 Tage
61	Hinterzehen 1 und 5 gleich lang, 2 und 4 etwas länger, 3 am längsten	55 Tage

Während der ersten Entwicklungsperiode werden also zwei bis drei Stadien in einer Woche durchlaufen, von denen aber nur eines durch die Messung erfasst wird (wöchentlich 1 Messung). Erst von 58 bis 61 sind die Intervalle von Stadium zu Stadium umgefähr eine Woche, d. h. gleich dem Messintervall. Da zwischen Stadium 61 und 62 eine Zeitspanne von mehr als 5 Wochen liegt, sind von Stadium 61 an auf der Abszisse nur mehr die Zeiteinheiten einer Woche (61 + 1, 2, 3, 4 Wochen) aufgetragen, nicht mehr eigentliche Glücksohn-Stadien.

a) *Gesamtlänge.*

Dieses Mass erwies sich als ungünstig, denn die an und für sich unwichtige Schwanzlänge variiert bei den Larven derart, dass sie bei der kleinen Anzahl von Tieren viel zu stark ins Gewicht fällt. Als entscheidendes Mass für die Hinterhälfte verwendete ich deshalb die Rumpflänge R.

b) *Rumpflänge.*

Erwartet man ein streng artgemässes Wachstum des Rumpfes, dann sollte die Kurve der a-p Chimären im wesentlichen mit derjenigen der p-Kontrollen und die Kurve der p-a Chimären mit derjenigen der a-Kontrollen übereinstimmen. Präzisiert man jedoch weiter und zieht in Betracht, dass das gemessene Stück jeweils im Vorderteil noch eine ganz kleine Partie des Kopfpartners umfasst (Abb. 2), dann müsste man annehmen, dass die Kurve der a-p Chimären unmittelbar über

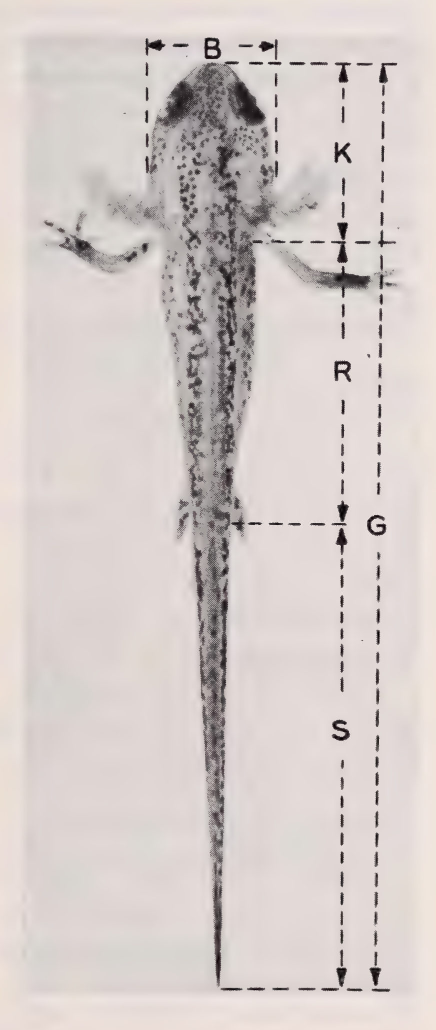


Abb. 7.
Für die Wachstumsuntersuchungen verwendete Masstrecken. B Kopfbreite, K Kopflänge, R Rumpflänge, S Schwanzlänge, G Gesamtlänge.

derjenigen der p-Kontrollen, die Kurve der p-a Chimären unmittelbar unter derjenigen der a-Kontrollen verlaufe. Der tatsächliche Kurvenverlauf entspricht dieser Erwartung in überraschend hohem Grade; doch müssen wir hier gleichzeitig berücksichtigen, dass die a-p Tiere mit ihren grossen Köpfen den kleinen p-Körper ohne

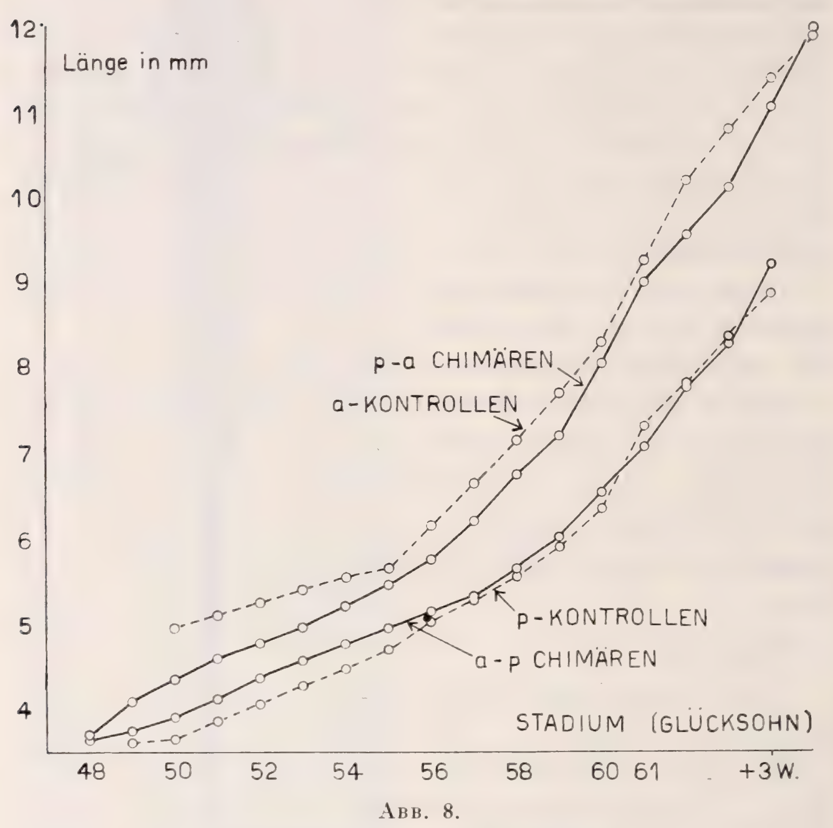


Abb. 8.

Rumpflänge. Kurven der Mittelwerte.

Schwierigkeiten, vielleicht sogar zu reichlich, ernähren können, während der grosse a-Körper am kleinen p-Kopf unter Umständen auch wegen ungenügender Ernährung etwas hinter den Kontrollen zurückbleibt.

Statistische Prüfung.

(t-Test, vergl. Linder, 1945.) Berücksichtigt man ausser den oben erwähnten Einflüssen auch die Möglichkeit, dass der chimä-

rische Organismus an sich schon weniger lebenskräftig sein kann als der normale, dann darf man zwar wohl zwischen a-p Chimären und p-Kontrollen eine Übereinstimmung erwarten (Materialgrenze und Ernährung begünstigen die Chimären, der chimärische Zustand vermindert dagegen eventuell die Körpergrösse), nicht aber zwischen p-a Chimären und a-Kontrollen, da sich hier alle drei Faktoren für die Chimären negativ auswirken.

Die Unterschiede in der Rumpflänge zwischen a-p Chimären und p-Kontrollen sind also auf dem gesamten praktisch in Frage kommenden Gebiet der Kurve nicht gesichert (Tab. 4). Das

TABELLE 4. — *Statistische Prüfung der Rumpflängen-Unterschiede zwischen* a-p *Chimären und* p-*Kontrollen* (t-Test).

Unterschiede in der Rumpflänge zwischen a-p Chimären und p-Kontrollen				
Stadium	n	t	P	
52	18	1,3	> 5%	Keine gesicherten Unterschiede !
55	21	1,1	> 5%	
57	21	0,1	> 5%	
59	22	0,398	> 5%	
60	22	0,65	> 5%	
61	21	0,73	> 5%	
+ 1 W.	19	0,104	> 5%	
+ 2 W.	17	0,28	> 5%	
+ 3 W.	9	0,854	> 5%	

TABELLE 5. — *Statistische Prüfung der Rumpflängen-Unterschiede zwischen* p-a *Chimären und* a-*Kontrollen* (t-Test).

Unterschiede in der Rumpflänge zwischen p-a Chimären und a-Kontrollen				
Stadium	n	t	P	
52	23	2,87	> 1 ‰ < 1%	Gesicherter Unterschied
55	23	1,14	> 5%	Keine gesicherten Unterschiede !
57	23	2,08	> 5%	
59	23	1,7	> 5%	
60	23	1,07	> 5%	
61	22	0,37	> 5%	
+ 1 W.	22	2,21	> 1% < 5%	Suspect
+ 2 W.	21	2,19	> 1% < 5%	
+ 3 W.	11	1,16	> 5%	Kein Unterschied !

bedeutet, dass der *palmatus*-Rumpf seine artspezifische Wachstumsrate vollständig beibehält, obschon er mit dem artfremden *alpestris*-Kopf verbunden ist. Aber auch die

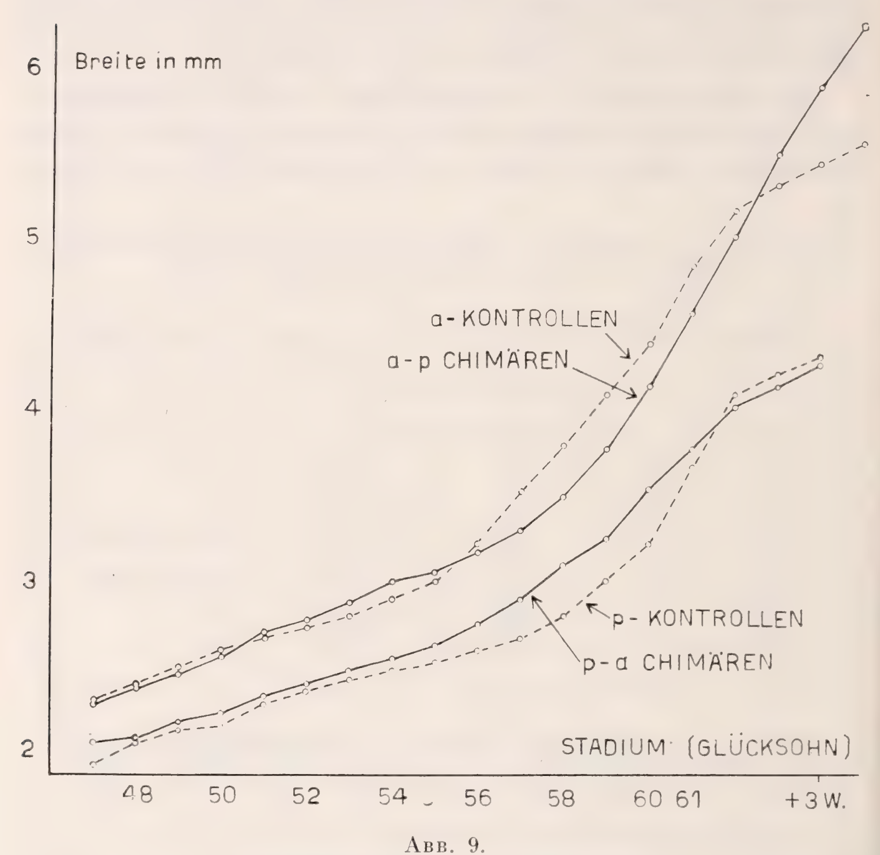


Abb. 9.
Kopfbreite. Kurven der Mittelwerte.

Resultate der Tabelle 5 gestatten uns wohl, unter Berücksichtigung der oben erwähnten Einflüsse, trotz der starken Abweichung auf Stadium 52 und trotz der beiden „suspect"-Resultate die Annahme eines unveränderten, artspezifischen Wachstums.

c) *Kopfbreite.*

Die hier gemessenen Teile sind entweder reine *alpestris*- oder reine *palmatus*-Stücke. Entsprechend den obigen Resultaten wäre

also zu erwarten, dass die Kurven der entsprechenden Tiere auch hier übereinstimmten. Die Abbildung 9 scheint auf den ersten Blick das erwartete Resultat zu bestätigen. Die statistische Prüfung ergibt jedoch für einige wenige Punkte gesicherte Differenzen, nach denen man eine Beeinflussung des Kopfes durch den Rumpf im Sinne einer normaleren Proportionierung vermuten könnte. Es ist aber nicht recht einzusehen, weshalb dieser Einfluss später wieder verschwindet.

Tabelle 6. — *Statistische Prüfung der Kopfbreiten-Unterschiede zwischen* a-p *Chimären und* a-*Kontrollen* (t-Test).

Unterschiede in der Kopfbreite zwischen a-p Chimären und a-Kontrollen				
Stadium	n	t	P	
49	14	0,329	> 5%	Kein Unterschied !
52	25	0,53	> 5%	
55	27	1,04	> 5%	
57	27	2,71	> 1% < 5%	Suspect
59	28	2,9	> 1% < 5%	
60	28	1,9	> 5%	Kein Unterschied !
61	27	1,93	> 5%	
+ 1 W.	25	0,99	> 5%	
− 2 W.	23	1,01	> 5%	

Die beiden „suspect-Resultate" zwischen a-p Chimären und a-Kontrollen liessen sich auch hier durch den chimärischen Zustand an sich erklären. Dagegen bleibt es vorläufig eine offene Frage, weshalb die Köpfe der p-a Tiere während vier Stadien (57—60) breiter sind als diejenigen der entsprechenden Kontrollen, wenn wir nach den bisherigen Resultaten ein streng artspezifisches Wachstum beider Hälften annehmen. Möglicherweise handelt es sich um einen Einfluss der Blutversorgung, auf die der Kopf besonders leicht anspricht (Hadorn, 1945*b*). Die überraschende Abweichung der a-p Chimären vier Wochen nach Stadium 61 ist dagegen bereits ein Zeichen der herannahenden Unverträglichkeitskrise, bei der die Köpfe vieler *a-p* Chimären eigenartig anschwellen.

Die statistische Prüfung zeigt, dass in der chimärischen Verbindung von *Triton alpestris* und *Triton palmatus* weder einer

Tabelle 7. — *Statistische Prüfung der Kopfbreiten-Unterschiede zwischen* p-a *Chimären und* p-*Kontrollen* (t-Test).

Unterschiede in der Kopfbreite zwischen p-a Chimären und p-Kontrollen				
Stadium	n	t	P	
49	6	0,56	> 5%	
52	17	0,79	> 5%	Kein Unterschied !
55	17	1,41	> 5%	
57	17	3,55	> 1 ‰ < 1%	
59	17	3,64	> 1 ‰ < 1%	Gesicherter Unterschied !
60	17	2,9	> 1 ‰ < 1%	
61	16	0,93	> 5%	
+ 1 W.	16	0,67	> 5%	Kein Unterschied !
+ 2 W.	15	0,90	> 5%	

der beiden Partner noch die Vorder- oder Hinterhälfte eine dominierende Rolle in Bezug auf die Wachstumsrate übernimmt. Beide Teile wachsen im wesentlichen unbeeinflusst durch die artfremde Körperhälfte, d. h. artgemäss weiter.

Diskussion der Wachstumsresultate.

Harrison (1924) sowie R. K. und L. M. Burns (1928) haben Extremitäten heteroplastisch transplantiert. Für die Experimente wurden die grosse, langsam sich differenzierende Art *Amblystoma tigrinum* und die kleine, sich schnell entwickelnde Species *Amblystoma punctatum* verwendet. Das *punctatum*-Bein wird im *tigrinum*-Wirt grösser als ein normales *punctatum*-Bein, aber kleiner als dasjenige einer *tigrinum*-Kontrolle. Die *tigrinum*-Extremität dagegen entwickelt sich nach Transplantation in einen *punctatum*-Wirt dort so rasch, dass sie sogar bedeutend grösser wird als ein normales *tigrinum*-Bein. Harrison gibt für dieses unerwartete Resultat folgende Erklärung: Neben der Ernährung bestimmen zwei wichtige Faktoren die Extremitätengrösse, ein gewisses artspezifisches Grössenpotential G, grösser bei *tigrinum* (= t) als bei *punctatum* (= p) und ein Regulator R, grösser bei p als bei t. Der erste Faktor liegt in der Zelle selbst, der zweite wahr-

scheinlich im zirkulierenden Medium, beispielsweise als Hormon aus Hypophyse oder Thyreoidea.

$$G_t > G_p\,,$$
$$R_t < R_p\,,$$
$$G_t\,R_p > G_t\,R_t > G_p\,R_p > G_p\,R_t\,.$$

R. K. und L. M. Burns (1928) haben die Ergebnisse der Transplantationsversuche Harrisons bestätigt. Darüber hinaus versuchten sie den Einfluss des Regulators R in Parabiose-Experimenten zwischen den beiden Species nachzuweisen. Trotz genügender Verbindung der beiden Blutgefäss-Systeme lässt sich keine Wirkung des *punctatum*-Partners in der Weise feststellen, dass *tigrinum*-Tiere in heteroplastischer Parabiose grösser würden als normale *tigrinum*-Kontrollen.

Stone (1934) hat Chimären zwischen *Amblystoma tigrinum* und *punctatum* entsprechend den meinigen hergestellt. Seine Ergebnisse, über die er leider nur ganz kurz berichtet, lassen sich jedoch mit der Theorie Harrisons nicht in Übereinstimmung bringen. Stone gibt an, dass der normal kleine Vorderteil eine normale Grösse des sonst grossen Hinterteils verhindere und umgekehrt der normal grosse Vorderteil den sonst kleinen Hinterteil grösser werden lasse. Kopf, Thorax und Vorderbeine erreichen normale Artgrösse.

Nehmen wir an, dass der Regulator R im Vorderteil gebildet wird. Dann würde er die Proportionen noch abnormer gestalten; R_p liesse den t-Rumpf noch stärker wachsen, mit dem schwächeren *tigrinum*-Regulator dagegen würde der *punctatum*-Körper noch kleiner. Betrachten wir auf der andern Seite den Fall, dass der Regulator im Hinterteil entsteht. Dann würde wohl der Rumpf normale Artgrösse erreichen, müsste aber den Kopf beeinflussen. Nach den Angaben Stones ist dies jedoch nicht der Fall.

Die Ausgangsverhältnisse im chimärischen Organismus unserer Experimente entsprechen denjenigen von Stone (1934) sowie denjenigen von Humphrey und Burns (1939). Das erblich festgelegte, artspezifische Grössenpotential G ist grösser bei *alpestris* (a) als bei *palmatus* (p). Dagegen bestünde zwischen den beiden hypothetischen regulierenden Faktoren endokrinen Charakters kaum ein nennenswerter Unterschied. *Alpestris*- und *palmatus*-Tiere differenzieren sich während der in Frage kommenden Zeit praktisch gleich schnell, auch wenn der *alpestris* bis zur Metamorphose bedeutend

mehr Zeit benötigt. Es wäre also nach der Theorie Harrisons zu erwarten, dass sich, unter Annahme des mehr oder weniger gleich grossen R bei *alpestris* und *palmatus*, Vorder- und Hinterteil streng artgemäss entwickelten. Wie wir gesehen haben, stimmen unsere Resultate, im Gegensatz zu denen Stones, zum grössten Teil mit dieser Erwartung überein. Die Existenz eines regulierenden Faktors allerdings liesse sich hier nicht nachweisen.

IV. UNVERTRÄGLICHKEITSREAKTIONEN

1. Querchimären.

a) *Experimente 1945.*

Vom Fressbeginn an wurden die Chimären zur genauen Kontrolle und maximalen Fütterung einzeln in kleinen Glasdosen gehalten, später je zwei in einer grössern Schale (12 × 4 cm Rundschale mit Deckel). Um den Tieren das An-Land-Gehen bei der Metamorphose zu ermöglichen, bauten wir schon Anfang Juli eine Sandrampe in die Zuchtschale ein.

Keine der mehr als 70 fressenden Larven zeigte vorerst irgendwelche Störungen. Der aus artverschiedenen Teilen zusammengesetzte Körper schien als Einheit zu funktionieren. Nur 3 Chimären starben während der ersten vier Wochen. Nach zwei Monaten trat dann plötzlich eine grundlegende Änderung ein. Im Verlaufe der nächsten drei bis vier Wochen starb der Grossteil aller operierten Tiere. Bei den einen erfolgte der Tod plötzlich, ohne dass vorher Schädigungen sichtbar gewesen wären, bei den andern traten Lähmungen und vor allem Störungen des Blutkreislaufes auf, besonders häufig in Kopf und Extremitäten. Das Blut floss nur noch langsam. In manchen Gefässen, oft ganzen Körperteilen, setzte der Kreislauf überhaupt aus. Die Gefässe waren überdies in vielen Fällen stark erweitert. Oft schien auch nur die Bewegungskoordination gestört; die Larven schwammen in Kreisen oder drehten sich fortwährend um die eigene Achse.

Zwölf Tiere überstanden die Metamorphose (5 a-p, 7 p-a Kombinationen). In keinem einzigen Fall hatten sich hier während der Larvalzeit Anzeichen einer Unverträglichkeitskrise bemerkbar gemacht. Drei der zwölf Chimären schienen jedoch unmittelbar nach dem An-Land-Gehen von einer derartigen Störung betroffen; sie starben wenige Tage nachher. Die übrigen neun lebten nach der Metamorphose alle noch $1\frac{1}{2}$ bis 7 Monate weiter, ohne dass ähnliche Symptome wieder erschienen.

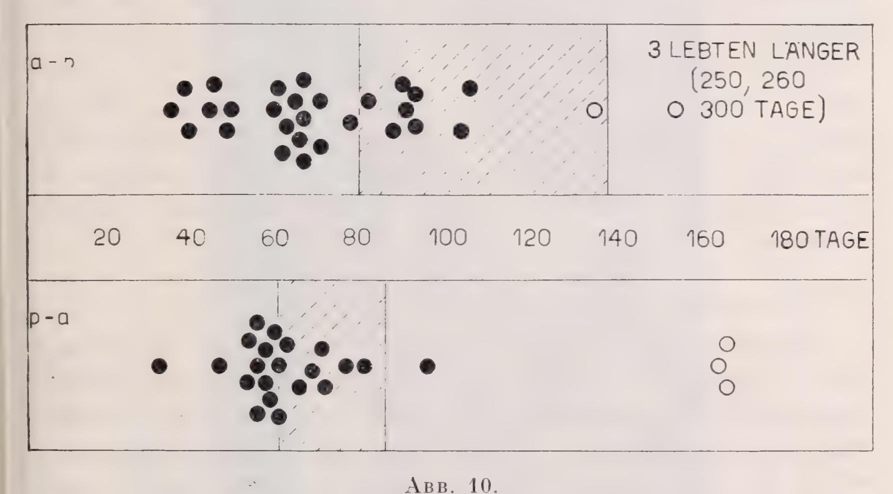


ABB. 10.

Absterbetabelle der Querchimären.

● Tod vor der Metamorphose
○ Tod nach der Metamorphose
Schraffierte Fläche: Zeit der Metamorphose für die betreffende chimärische Kombination (a-p: 80—138 Tage; p-a: 61—86 Tage).

b) *Experimente 1946.*

Während des zweiten Versuchsjahres wurden noch einmal 36 Querchimären aufgezogen, und zwar 18 a-p und 18 p-a Tiere. Die Unverträglichkeitskrise trat zur gleichen Zeit wie im Vorjahre ein. Wieder war sie äusserlich gekennzeichnet durch Lähmungen und heftige Blutungen. Am stärksten waren diese Erscheinungen bei drei p-a Tieren. Schon von blossem Auge sichtbar, schimmerte im Kopf eine ausgedehnte Gehirnblutung durch. Trotz des zweifellos starken Blutaustrittes schwammen aber die Larven munter in der Schale umher und reagierten auf die leiseste Berührung. Die Ausdehnung, die solche Blutungen erreichen können, zeigen die

Abbildungen 18—20. Auch im zweiten Jahr starb jedoch wieder eine ganze Reihe von Tieren, ohne dass vorher irgendwelche Störungen sichtbar gewesen wären.

c) *Eintritt der Unverträglichkeitskrise.*

Abbildung 10 vermittelt eine Übersicht über den Zeitpunkt des Absterbens. Bei beiden Kombinationen tritt die Unverträglichkeitskrise kurz vor oder während der Metamorphose (schraffierte Fläche) ein. Nur wenige metamorphosierte Tiere leben noch längere Zeit weiter. D i e K r i s e s c h e i n t a l s o i n Z u s a m m e n h a n g m i t d e r M e t a m o r p h o s e z u s t e h e n . Prinzipiell bestehen die beiden Möglichkeiten, dass sie entweder durch einen Stoff hervorgerufen wird, der zu dieser Zeit im Körper entsteht, oder aber es wird der Körper während der in Frage kommenden Periode besonders empfindlich und reagiert auf einen Stoff, der schon vorher vorhanden war.

d) *Histologische Untersuchung.*

Hadorn (1945*a*) fand bei der histologischen Untersuchung seiner Chimären, die noch lebend, aber auf dem Höhepunkt der Unverträglichkeitskrise oder kurz nach dem Tode fixiert worden waren, eine weitgehende bis vollständige pyknotische Zelldegeneration im vordern und mittlern Zentralnervensystem. Er weist darauf hin, dass es sich keineswegs um eine blosse postmortale Veränderung handeln könne, da die Degeneration auch bei jenen Tieren festgestellt wurde, deren Blutzirkulation noch in normalem Gange war. Auf Grund dieser Befunde wurde angenommen, dass das Zentralnervensystems besonders empfindlich auf die im Blute kreisenden Unverträglichkeitsstoffe reagiere und dass durch die Zelldegeneration im Nervensystem die beobachteten Lähmungserscheinungen verständlich würden.

Leider waren im ersten Jahre nur wenige meiner Tiere lebend fixiert worden, sodass ich die Frage nach der Bedeutung der pyknotischen Kerne im Zentralnervensystem vorerst nicht mit Sicherheit zu beantworten vermochte. Die Verklumpungen des Chromatinmaterials waren aber bei tot fixierten Tieren viel zahlreicher als bei lebend fixierten. Die Vermutung, dass es sich mindestens zum Teil um postmorale Vorgänge handle, lag nahe; doch bestand die Möglichkeit, dass bei den lebend fixierten Chimären nicht der Höhe-

punkt der Krise festgehalten werden konnte und deshalb die Kerndegenerationen noch nicht sichtbar waren. Gegen die Wahrscheinlichkeit dieser Erklärung sprach allerdings das Auftreten zahlreicher Pyknosen bei tot fixierten a- und p-Kontrolltieren.

Während des zweiten Sommers untersuchte ich jede Chimäre vor ihrer Fixierung sehr genau unter dem Binokular. Es interessierten mich vor allem die Schäden im Zirkulationssystem. Die histologische Untersuchung zeigte dann, dass die Frage nach dem Auftreten der Pyknosen, ob prae- oder postmortal, nicht entschieden werden kann, bevor man sich über die Definition der Zustände „lebend" oder „tot" Klarheit verschafft hat. Einige Abbildungen sollen die Bedeutung dieses Entscheides veranschaulichen.

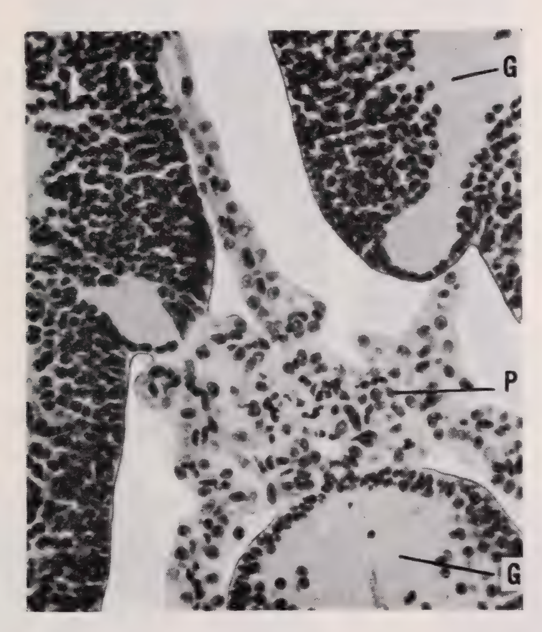


Abb. 11.
Gehirn (G) und Plexus chorioideus (P) einer als Kontrolle fixierten Chimäre. Alle Kerne sind gesund. Vergr. 160×.
Diese sowie die übrigen photographischen Abbildungen sind leicht überzeichnet.

Bei Chimären, die als Kontrollen lebend fixiert wurden, also nie irgendwelche Reaktionen gezeigt hatten, lassen sich keine

pyknotischen Kerne im Zentralnervensystem erkennen. Sowohl Gehirn als auch Rückenmark erweisen sich als absolut normal (Abb. 11). Dasselbe Resultat erhalten wir jedoch auch bei vollständig gelähmten Tieren, aber nur dann, wenn das Blut noch im ganzen Körper mit normaler Geschwindigkeit zirkuliert (Abb. 12). Dagegen finden wir im Gehirn von gelähmten Tieren, deren Blut wohl



Abb. 12.
Gehirn einer gelähmten Chimäre mit intaktem Blutkreislauf.
Alle Kerne sind gesund. Vergr. 35×.

noch bis in alle Extremitäten fliesst, deren Herzfrequenz jedoch bis auf wenige Schläge pro Minute gesunken ist, bereits eine grössere Zahl pyknotischer Kerne (Abb. 13). Die Degeneration des Chromatinmaterials scheint zu diesem Zeitpunkt sehr schnell vor sich zu gehen, denn unmittelbar nach dem Stillstand der Blutzirkulation, während das Herz noch schlägt, zeigen die Schnittpräparate nur noch wenige gesunde Kerne, vor allem in unmittelbarer Nähe der Ventrikel (Abb. 14). Die Retina erscheint noch völlig unverändert. Fixieren wir kürzere oder längere Zeit nach dem Tod, dann steigt die Zahl der Pyknosen noch weiter an. Die

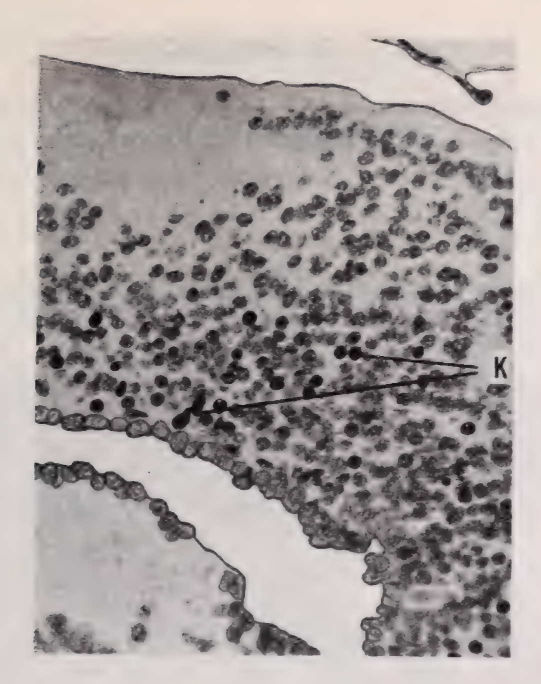


Abb. 13.
Gehirn einer gelähmten Chimäre mit stark verlangsamtem Blutkreislauf. K Kernpyknosen. Vergr. 200×.

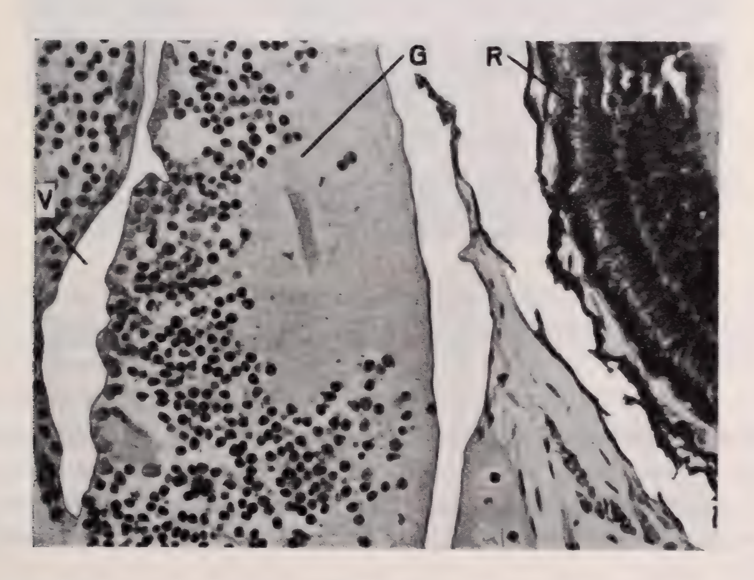


Abb. 14.
Gelähmte Chimäre, fixiert nach Stillstand der Blutzirkulation. G Gehirn, R Retina, V Ventrikel. Vergr. 165×.

Verklumpungen treten in diesem Falle nicht nur bei Chimären, sondern auch bei nicht-operierten Kontrolltieren auf. Auch hier werden die Kerne der an die Ventrikel grenzenden Zellen zuletzt betroffen (Abb. 15).

Der Einfluss der Blutzirkulation soll durch die Abbildungen 16 und 17 nochmals besonders deutlich dargestellt werden. Die beiden

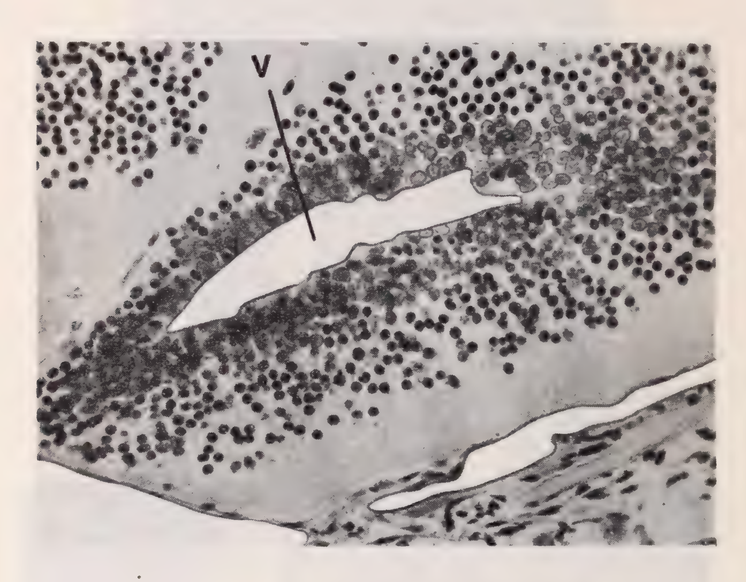


Abb. 15.
Gehirn einer a-Kontrolle, 4 Stunden nach gewaltsamem Tod fixiert.
V Ventrikel. Vergr. 150×.

betreffenden Chimären sind genau gleich alt. Die erste war im Gleichgewicht stark gestört, aber nicht eigentlich gelähmt. Die Blutzirkulation war im ganzen Körper mit normaler Geschwindigkeit intakt. Das Rückenmark dieses Tieres erscheint histologisch normal (Abb. 16). Die zweite Chimäre wurde ebenfalls noch in „lebendem" Zustande fixiert. Sie war vollständig gelähmt; es floss kein Blut mehr, das Herz schlug aber noch. Nur wenige Kerne um den Zentralkanal sind gesund, alle andern pyknotisch (Abb. 17).

Die Folgerungen, die sich aus den vorstehenden Abbildungen ergeben, sind:

1. Ausschlaggebende Bedeutung kommt der Durchblutung zu. Sobald diese aus irgend einem Grunde gestört ist, dürfen wir das Gewebe nicht mehr als lebensfrisch bezeichnen. Für unsere histologische Prüfung spielt also nicht der Zustand „lebend" oder „tot" des Individuums als solchen die entscheidende Rolle, sondern die Blutversorgung des betreffenden Gewebes. Dieses kann bereits „postmortale" Veränderungen erleiden, während andere Organe des Körpers noch voll funktionstüchtig sind. W i r u n t e r s c h e i d e n a l s o z w i s c h e n d e m „T o d" d e s I n d i v i d u u m s a n s i c h u n d d e m „P a r t i a l t o d" e i n z e l n e r s e i n e r O r g a n e.

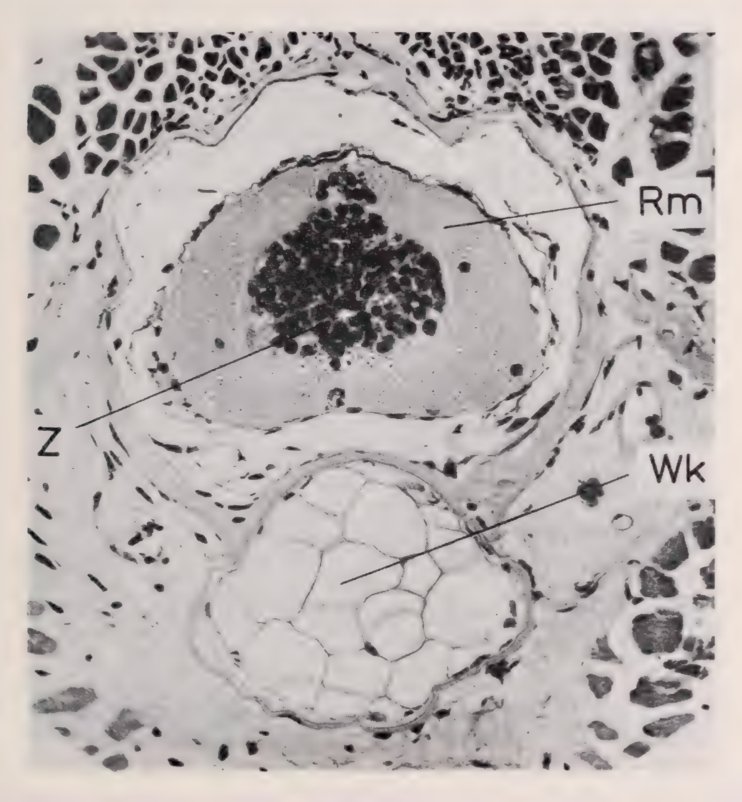


Abb. 16.
Histologisch normales Rückenmark einer im Gleichgewicht gestörten Chimäre mit intaktem Blutkreislauf. Wk Wirbelkörper. Rm Rückenmark. Z Zentralkanal. Vergr. 170×.

2. Die empfindlichsten und deshalb zuerst betroffenen Zellen sind diejenigen des Zentralnervensystems. Die Pyknosen in Gehirn und Rückenmark sind aber nicht direkte Wirkungen der Unverträglichkeit, sondern Folge-

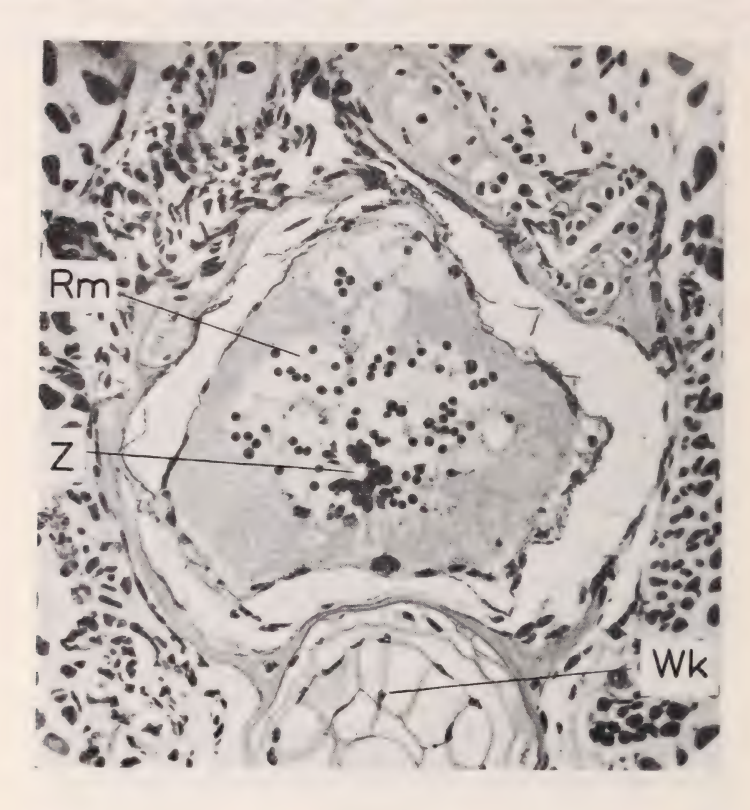


ABB. 17.

Pyknosen im Rückenmark einer gelähmten Chimäre nach Stillstand der Blutzirkulation. Wk Wirbelkörper. Rm Rückenmark mit Kernpyknosen, Z Zentralkanal. Vergr. 160 ×.

erscheinungen einer gestörten Blutversorgung, die ihrerseits allerdings durch Unverträglichkeit verursacht wird.

3. Die Ventrikelflüssigkeit vermag wahrscheinlich die an sie grenzenden Zellen noch kurze Zeit am Leben zu erhalten, da die Kerne der Wandzellen erst später degenerieren.

4. Das nächste betroffene Gewebe ist die Retina. Während aber das Gehirn vier Stunden nach dem Tode bereits stark ge-

schädigt ist, erweist sich die Retina in diesem Zeitpunkt noch als gesund.

5. Verstreicht zwischen Tod und Fixierung eine Zeit von einem Tag oder mehr, dann sind auch die Kerne der übrigen Gewebe geschädigt.

Die Interpretation Hadorns (1945*a*) muss also insofern modifiziert werden, als der Organismus als Gesamtheit wohl in diesem

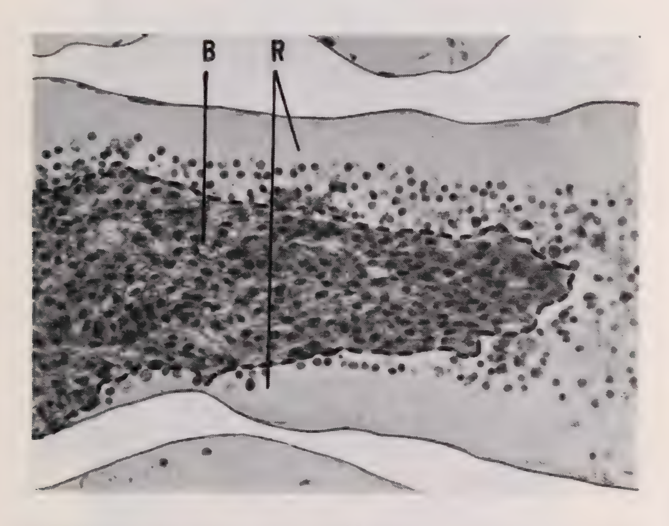


Abb. 18.
Riesiger Blutzapfen (B) im Rückenmark (R). Vergr. 170×.

Zeitpunkt noch lebt, die Veränderungen in diesem Sinne deshalb als nicht postmortal betrachtet werden dürfen. Das Gewebe selbst aber erleidet dieselben Schädigungen, die wir dann beobachten, wenn wir durch einen gewaltsamen Tod alle Funktionen gleichzeitig zum Stillstand bringen.

Die vielen, zum Teil schon von blossem Auge sichtbaren Blutungen liessen sich im mikroskopischen Präparat einwandfrei nachweisen. In manchen Fällen erreichten sie beträchtliche Ausmasse, vor allem im Gebiete des Zentralnervensystems. Zwei charakteristische Fälle sind in den Abbildungen 18—20 dargestellt.

Abbildung 18: Riesiger Blutzapfen im vorderen Rückenmark einer p-a Chimäre. Die Larve wies starke Blutstauungen in Kopf

und Extremitäten auf, die schon nach einem Tag zum Tode führten. (Pyknotische Kerne, da tot fixiert.)

Abbildungen 19 und 20: Bei dieser p-a Chimäre schimmerte auf der ganzen Länge des Gehirns eine ausgedehnte Blutung durch, während im übrigen Körper der Kreislauf intakt war. Das mikroskopische Bild zeigt wieder einen starken Blutaustritt, verbunden

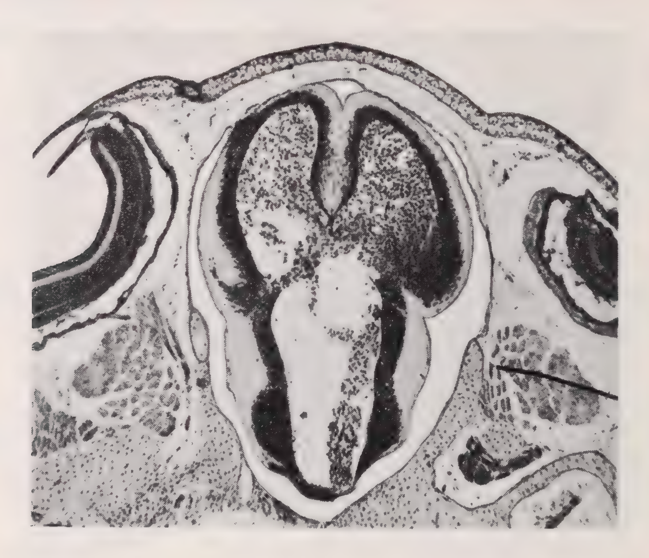


Abb. 19.
Starke Ventrikelausweitung und heftige Blutung in den Ventrikeln selbst. (p-a Chimäre). Vergr. 34×.

mit Ausweitung der Ventrikel. Auch das Rückenmark schien fast vollkommen zerstört zu sein. In den Lücken des auseinandergerissenen Gewebes lagen kleinere und grössere Blutklümpchen. Trotz dieser ungewöhnlich starken Schädigungen waren aber auch in diesem Falle keine Lähmungserscheinungen aufgetreten. Die Chimäre schwamm und frass im Zeitpunkt der Fixierung (kurz vor der Metamorphose) noch ohne jede sichtbare Störung.

e) *Temperatur-Versuche.*

Die Resultate des ersten Jahres liessen einen Einfluss der Aussentemperatur in dem Sinne vermuten, dass die Unverträglichkeitskrise mit steigender Temperatur nicht nur in ihrem Erscheinen beschleunigt würde, sondern ausserdem für die Chimäre

schwerwiegendere Folgen hätte. In ganz extremer Weise vermochte Twitty (1937) die Auswirkungen einer Temperatursteigerung bei heteroplastischer Embryonal-Transplantation von *Triturus*-Haut auf *Amblystoma* zu zeigen. Die Lähmung des Wirtes wurde schon wenige Minuten nach Herabsetzung der Temperatur von Zimmer-

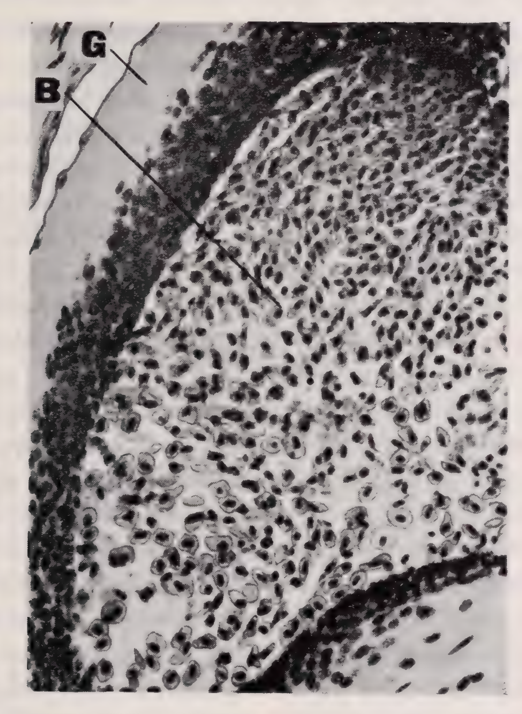


Abb. 20.
Gleiches Tier wie Abb. 19. Stärkere Vergrösserung des rechten Seitenventrikels. B Blutung, G Gehirnwandung. Vergr. 165 ×.

wärme auf 8 Grad vollständig aufgehoben, stellte sich aber kurze Zeit nach Zurückbringen ins Zimmer wieder ein.

Ich setzte deshalb in zwei Schalen je drei p-a Chimären einer Wärme von 28 Grad (Stufenthermostat) aus, und zwar während derjenigen Zeit, da im Vorjahre die meisten Tiere gestorben waren, d. h. 50—70 Tage nach Fressbeginn. Gleichzeitig hielt ich auch je fünf Kontrolltiere beider Arten unter denselben Bedingungen. Das Ergebnis war insofern überraschend, als sämtliche Chimären die

hohe Temperatur ohne weiteres ertrugen, sodass ich nach mehr als vier Wochen die Versuche einstellte. Von den zehn Kontrollen starb am ersten Tage ein *palmatus*-Tier, das ersetzt wurde. Alle übrigen zeigten wie die Chimären keine Schädigungen. Drei p-Larven metamorphosierten sogar.

Trotz des unerwarteten Resultates mit den p-a Tieren wiederholte ich später die Experimente mit vier a-p Chimären. Bei allen war die Adult-Zeichnung der Haut bereits deutlich; sie standen zweifellos kurz vor der Metamorphose. Die Versuchsanordnung blieb dieselbe. Wiederum wurde je eine Schale mit Kontrolltieren in den Thermostaten gestellt. Diesmal war das Ergebnis ein ganz anderes. Schon nach sechs Stunden war ein Tier vollständig gelähmt. Das Herz schlug noch, aber es floss kein Blut mehr. 22 Stunden nach Versuchsbeginn waren zwei weitere Larven gestorben, während das letzte Tier nach 28 Stunden fixiert wurde. Es war ebenfalls gelähmt, doch waren Herztätigkeit und Zirkulation noch intakt, wenn auch sehr langsam.

Die kleine Zahl von nur 10 Versuchstieren gestattet es nicht, den Resultaten grössere Bedeutung beizumessen, besonders, weil auch nicht alle Kontrollen die hohe Temperatur ertrugen. Es scheint, dass sie bei den unmittelbar vor der Metamorphose stehenden a-p Chimären eine Krise auszulösen vermochte, die von keinem Tier überstanden wurde. Die Tatsache, dass die p-a Chimären vier Wochen lang ohne Schädigung aushielten, ist vor allem deshalb eigenartig, weil ausgerechnet diese 6 Tiere am Leben blieben, während von insgesamt 17 p-a Chimären 8 innerhalb der betreffenden Zeitspanne starben oder wegen Unverträglichkeit fixiert werden mussten. Bei der histologischen Prüfung der vier a-p Larven konnte ich nur bei zweien eine pathologische Veränderung finden. Beim einen ist die Wandung des Mittelhirns an einer Stelle zerrissen, eine grössere Blutung ist entstanden. Beim andern ist im Rückenmark eine ganz geringe Blutung sichtbar.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, dass die Temperaturexperimente wohl auf den ersten Blick eindeutige Resultate in dem Sinne ergeben haben, dass hohe Temperaturen bei a-p Chimären eine sehr rasch zum Tode führende Unverträglichkeitskrise hervorrufen, während die p-a Larven eine Wärme von 28 Grad mehrere Wochen lang ohne Schädigung auszuhalten vermögen. Die geringe Zahl von Versuchstieren verbietet uns aber, diese Resultate

als genügend gesichert zu betrachten, da auch von den Kontrollen einige im Thermostat zugrunde gingen.

2. Dorso-ventrale Chimären.

Da Hadorn (1945*a*) die Lähmungserscheinungen mit den festgestellten Kerndegenerationen im Zentralnervensystem in Verbindung brachte, untersuchte ich im zweiten Jahr nicht nur das Problem der Kernpyknosen an sich besonders genau, sondern stellte ausserdem eine Reihe von dorsoventralen Kombinationen der gleichen Arten her. Diesmal liefert der dorsale Partner sämtliches Neural-, Chorda- und Mesodermmaterial, während der ventrale Teil aus fast dem gesamten Hautektoderm und Entoderm besteht. Das Nervensystem ist also in dieser Kombination nicht mehr chimärisch, sondern wird vom dorsalen Partner allein geliefert. Tritt eine Unverträglichkeitskrise ein, welche das Zentralnervensystem in Mitleidenschaft zieht, dann ist diese Schädigung sicher nicht durch den artverschiedenen Aufbau an sich bedingt, wie er bei den Querchimären besteht.

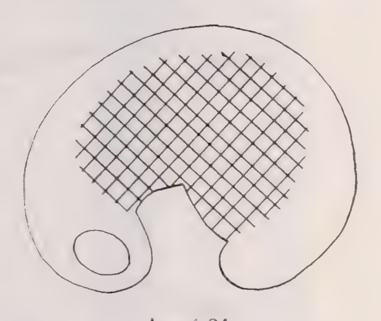


Abb. 21.
Materialgrenzen bei den Dorso-ventral-Chimären. (2 Tage nach der Operation).

Die Operation ist etwas schwieriger als bei den Querchimären. Als günstigstes Stadium erwies sich die beginnende Neurula kurz vor dem Erscheinen der Wülste. Abbildung 21 zeigt die ungefähre Verteilung der artverschiedenen Materialien nach der Neurulation. Auch diese Chimären entwickelten sich anfänglich gut. Schon von Anfang an wurden Grösse und Zeichnung ausschliesslich vom dorsalen Partner bestimmt, obschon er nur die Haut des Kopfes und des medianen Rückenstreifens liefert. Die Melanophoren aus der Ganglienleiste vermögen sich also auch unter artfremder Epidermis ungestört auszubreiten (Abb. 22).

a) *Resultate der* a/p *Kombination.*

Schon nach 31, bzw. 36 Tagen traten bei zwei Tieren Lähmungen auf, sodass ich beide fixierte. Es liessen sich in den Schnitten keine pathologischen Veränderungen nachweisen. Erst

nach 108 Tagen stellten sich bei einer der verbliebenen Larven Störungen ein. Die Epidermis löste sich am Rumpf in grossen Blasen ab, in die zum Teil auch Blut ausgetreten war. Die grösste



Abb. 22.

a/p Dorsoventralchimäre (105 Tage alt). Die Materialverteilung entspricht genau Abb. 21. Trotzdem mindestens zwei Drittel der embryonalen Haut vom p-Keim stammen, stimmt die Zeichnung mit derjenigen der a-Kontrollen überein. Das Tier ist ca. 40 mm lang.



Abb. 23.

a/p Dorsoventralchimäre. Die Epidermis löst sich in grossen, zum Teil blutunterlaufenen Blasen ab. Die grösste Blase, unmittelbar hinter dem linken Vorderbein, ist bereits eröffnet. Vergr. 4,5×.

Blase wurde eröffnet (Abb. 23) und das Tier weiter gut kontrolliert. Zwei Tage später waren die Blasen verschwunden, das Aussehen wieder normal geworden. Die Chimäre reagierte gut auf Berührung, schwamm aber immer nur einige Male in der Schale hin und her und blieb dann unter eigentümlichen Zuckungen in der hintern Rumpfhälfte und im Schwanz liegen. Nach einem weitern Tag war der Körper von der Rumpfmitte an vollständig gelähmt und re-

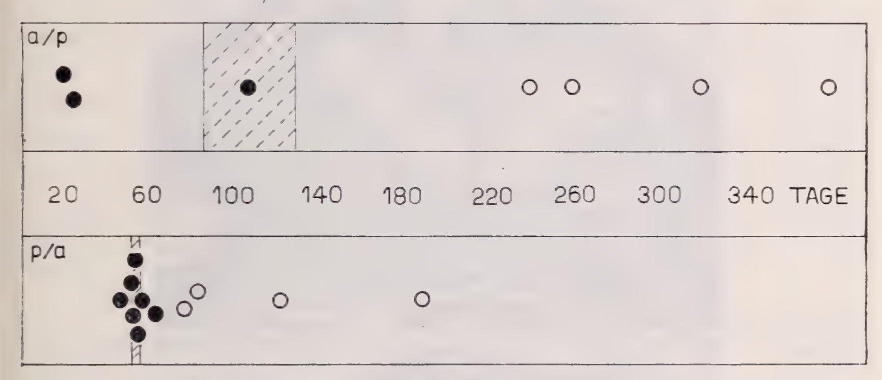


ABB. 24.

Absterbetabelle der Dorsoventralchimären.

● Tod vor der Metamorphose
○ Tod nach der Metamorphose
Schraffierte Fläche: Zeit der Metamorphose für unoperierte a- bzw. p-Kontrolltiere.

agierte nicht mehr auf mechanische Reize. Das Tier vermochte nicht mehr zu schwimmen. Der Blutkreislauf war aber noch überall mit normaler Geschwindigkeit intakt.

Von den vier verbleibenden a-p Tieren zeigte keines irgendwelche Störungen; drei metamorphosierten. Zwei starben mit ca. 250 Tagen ohne Zeichen einer Unverträglichkeit, die beiden letzten mit 320, bzw. 380 Tagen, ebenfalls ohne dass jemals eine Krise sichtbar geworden wäre.

b) *Resultate der* p/a *Kombinationn.*

Während bei den a/p Tieren keine eigentliche kritische Zeit beobachtet werden konnte, starben hier 7 von 11 Tieren innerhalb 2½ Wochen, und zwar mit 48, 53, 54, 55, 56, 59, 65, Tagen. Das durchschnittliche Metamorphosealter für p-Kontrollen betrug während der ersten Saison (1945) unter annähernd gleichen Be-

dingungen 55 Tage, sodass wir hier sicher von einer Krise kurz vor oder während der Metamorphose sprechen dürfen. Die vier überlebenden Tiere metamorphosierten alle, starben aber kurze

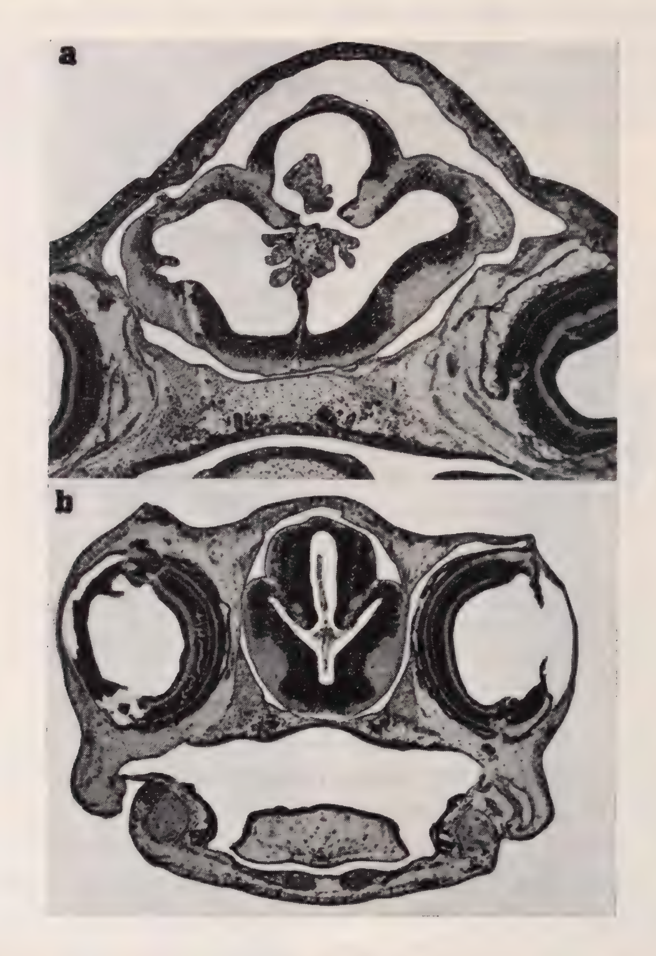


Abb. 25.

a) „Kopfbeule", entstanden durch starke Ausweitung der Gehirnventrikel (p/a Chimäre). Vergr. 30×.
b) Gleiche Gehirnregion bei einem normalen Kontrolltier. Vergr. 30×.

Zeit später ebenfalls, das älteste mit 190 Tagen. Abbildung 24 vermittelt einen Überblick über den Zeitpunkt des Absterbens (entsprechend Abb. 11 für die Querchimären). Es scheint nur für p/a Kombination eine kritische Phase zu bestehen, doch darf hier

nicht ausseracht gelassen werden, dass die Anzahl der Tiere, vor allem bei der Kombination a/p, relativ klein ist.

Bei acht dieser p/a Chimären trat eine merkwürdige Missbildung auf, eine mehr oder weniger starke Ausbeulung des Kopfes, vor allem zwischen den Augen. Zuerst glaubte ich, dass diese Beule eine Folge der Unverträglichkeit sein müsse, doch zeigten sich bei einer grossen Zahl von p-Kontrollen (ca. 20) genau dieselben Störungen. Vielleicht stehen sie mit der Gefangenhaltung und der einseitigen Ernährung in Zusammenhang. Allerdings wies 1945 keine der *palmatus*-Kontrollen diese Kopfbeule auf. Die Erscheinung betraf nur p/a Chimären, p-Kontrollen und in ganz geringem Masse auch p/a Chimären, nie aber a-Kontrollen, a/p oder a-p Chimären. Die Schnitte zeigten, dass diese Kopfbeulen tatsächlich die Folge von Ventrikelausweitungen waren und nicht nur Ausbuchtungen des Kopfes ohne Beteiligung des Gehirns darstellten (Abb. 25).

Trotz der riesigen Ausbeulungen wies keine der p-Kontrollen irgendwelchen Blutaustritt in die Ventrikel auf. Auch Gleichgewichts- und andere Störungen traten nicht ein. Die Kontrollen mit Kopfbeule metamorphosierten gleichzeitig mit den „normalen" Kontrolltieren. Ganz andere Resultate ergab jedoch die Prüfung der Chimären. War schon die Unverträglichkeitskrise äusserlich genau so wie bei den Querchimären verlaufen, so zeigte auch die mikroskopische Untersuchung die gleichen Veränderungen. Wieder waren es kleinere oder grössere Blutungen, vor allem im Bereiche des Zentralnervensystems, während die Gewebe selbst bei allen lebend fixierten Tieren unverändert erschienen.

c) *Folgerungen.*

Zusammenfassend kann also über die dorsoventralen Kombinationen folgendes gesagt werden:

1. Bei den dorsoventral zusammengesetzten Chimären erweist sich der d o r s a l e P a r t n e r insofern als d o m i n a n t über den ventralen, als er Körpergrösse, Zeichnung und Zeitpunkt der Metamorphose bestimmt. Die Chimären können nicht von den Kontrolltieren des dorsalen Partners unterschieden werden. Auch auf Schnitten sind die Materialgrenzen nicht mehr zu erkennen, da *alpestris*- und *palmatus*-Epidermis gleich gebaut sind (siehe auch Hadorn, 1936).

2. Die Unverträglichkeitskrise stellt sich auch bei diesen Chimären kurz vor oder während der Metamorphose ein, doch scheint sie für die a/p Kombination bedeutend weniger schwerwiegend zu sein als für die p/a Tiere. Ihr Erscheinen beweist jedoch, dass nicht das chimärische Nervensystem an sich die Ursache der mannigfachen Störungen seiner Funktionen bei den Querchimären ist.

3. Die Krise äussert sich genau so wie bei den Querchimären, d. h. es treten Lähmungserscheinungen und Störungen im Blutkreislauf auf. Die Schnittpräparate lassen diese Blutungen ohne weiteres erkennen, geben aber ebenfalls keine Anhaltspunkte über die Ursache der Lähmungen.

3. Anhang: Parabiose-Experimente.

Einige zu weit entwickelte Keime benützte ich zu zwei Parabiose-Experimenten. Hadorn (1945, unveröffentlicht) hat solche mit den gleichen Arten durchgeführt und dabei festgestellt, dass bei Vereinigung von a- und p-Partner im letztern Unverträglichkeitsreaktionen auftreten. Zum Teil werden sie überwunden, zum Teil aber führen sie ebenfalls zum Tode. Es interessierte mich nun, ob in einer Kombination von einem *alpestris*- mit zwei *palmatus*-Partnern trotzdem die Fadenmolche die „Unterlegenen" seien, die Unverträglichkeit also sicher qualitativ und nicht quantitativ bedingt ist.

Im ersten Versuche hingen die Tiere von der Kiemengegend bis fast zu den Hinterbeinen aneinander. Es frass nur der *alpestris*. Sehr bald reagierten die beiden p-Tiere nur noch schwach auf Berührung. Ihre Köpfe schwollen an und bekamen ein völlig unproportioniertes Aussehen. Bei einem der beiden schimmerte überdies eine kleine Blutung durch. 55 Tage nach der Operation fixierte ich diese Tiere. Der Blutkreislauf war noch vollkommen intakt, beide p-Partner hingen aber bewegungslos am grossen *alpestris*-Tier.

Histologische Untersuchung.

Die Schnittpräparate ergaben einerseits die Bestätigung der Blutung des einen p-Tieres, andererseits bewiesen sie, dass die aufgeblähten Köpfe die Folge von ausserordentlichen Ausweitungen

der Hirnventrikel waren und nicht nur Ausbeulungen der Bindegewebskapsel ohne Beteiligung des Gehirns darstellten (Abb. 26). Überraschenderweise zeigt das Gehirn keine Pyknosen.

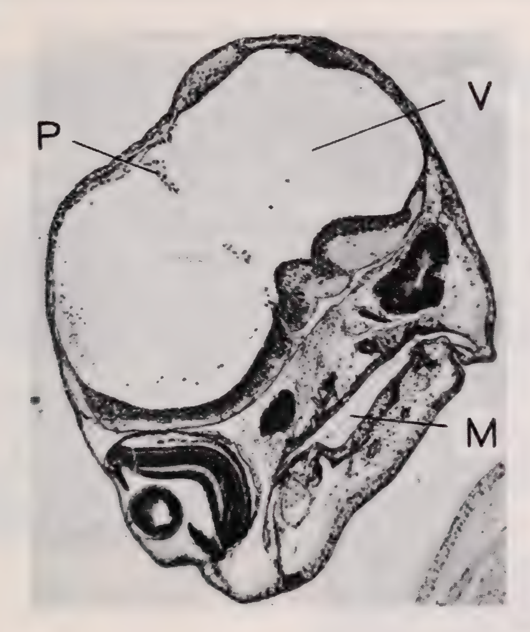


Abb. 26.

Ausweitung der Ventrikel und kleinere Blutung im Kopf des einen p-Partners der Parabiose. M. Mundhöhle, P Reste des Plexus chorioideus, V Ventrikel (Links mit einigen Blutzellen). Vergr. 35×.

Eigenartig ist der Bau des Rückenmarks bei einem der beiden p-Partner. Auf der Höhe des Labyrinthes liegt im Wirbelkanal lediglich eine ungeordnete, flache Masse von Neuralgewebe (Abb. 27*a*). Unmittelbar hinter dem Kiemenansatz wird die Grösse des Rückenmarkquerschnittes wieder normal. Die Anordnung der Kerne stimmt jedoch mit derjenigen der Normaltiere keineswegs überein (Abb. 27*b*). Erst im Rumpf treffen wir wieder das gewohnte Bild des Rückenmarks mit Zentralkanal (Abb. 27*c*). Dieser Befund überrascht deshalb, weil die Operation ja erst nach Beendigung der Neurulation ausgeführt wurde. Es scheint also, dass schon eine frühere Unverträglichkeitsreaktion beim p-Partner ausgelöst wurde, die zur Degeneration von Neuralgewebe führte. Es kann aber nicht entschieden werden, ob diesmal der Zerfall von Neuralmaterial

eine direkte Wirkung der Unverträglichkeit ist, was die Interpretation HADORNS stützen würde, oder wiederum eine Folgeerscheinung wie im Falle der früher besprochenen Pyknosen. ROTH (1945), der Neuralmaterial zwischen *Triton alpestris* und

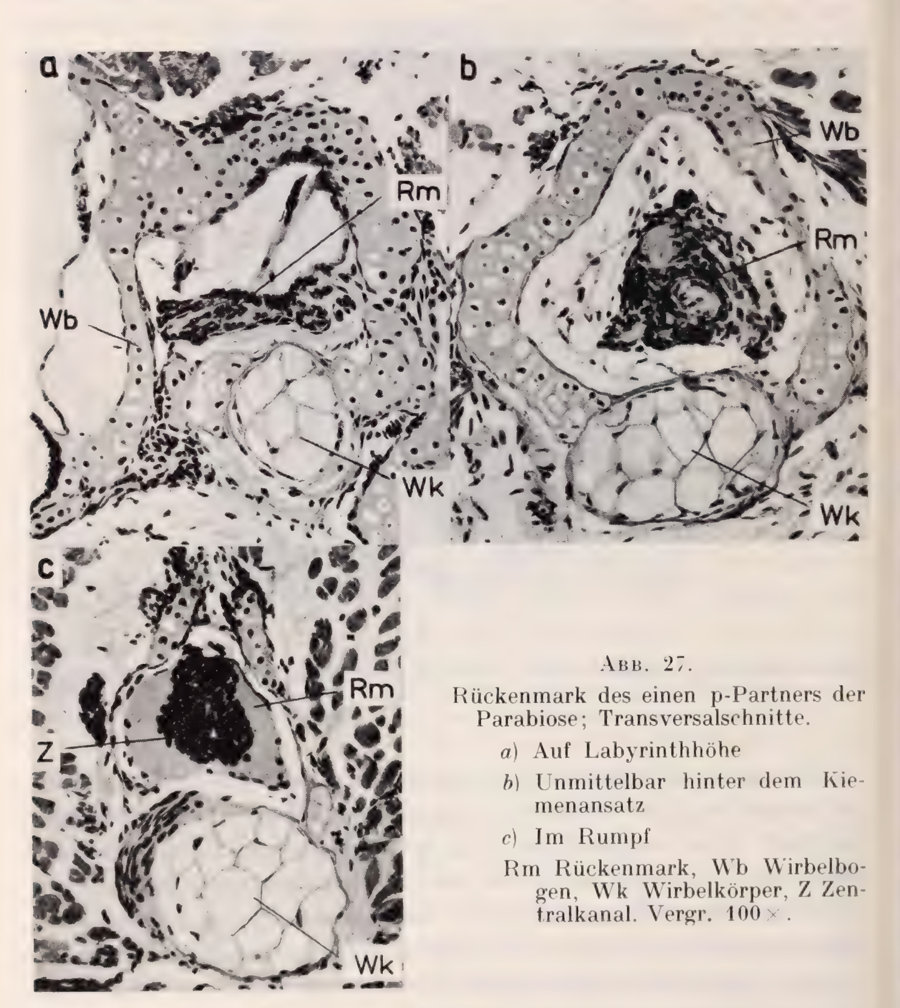


ABB. 27.

Rückenmark des einen p-Partners der Parabiose; Transversalschnitte.

a) Auf Labyrinthhöhe

b) Unmittelbar hinter dem Kiemenansatz

c) Im Rumpf

Rm Rückenmark, Wb Wirbelbogen, Wk Wirbelkörper, Z Zentralkanal. Vergr. 100 ×.

Bombinator pachypus austauschte, erhielt nach der Degeneration transplantierter Rückenmarksabschnitte ähnliche Bilder.

Die zweite Parabiose-Kombination wurde (ohne zu metamorphisieren) bis zu ihrer Fixierung ca. 450 Tage alt. Alle drei Tiere blieben äusserlich vollkommen normal und reagierten auf

mechanische Reize. Es frass nur die eine der beiden p-Larven, doch war der Magenraum gemeinsam und es wurden alle drei Darmsysteme benützt. Alle Tiere blieben sehr klein, doch machten sich nie irgendwelche Störungen bemerkbar. Im Gegensatz zur ersten Kombination war die Verwachsungsstelle, auf der Höhe des Magens, hier nur sehr kurz, es bestanden also zweifellos nur wenige Gefäss-Anastomosen.

Folgerungen.

Die beiden Experimente sprechen zum mindesten nicht dafür, dass die Unverträglichkeit quantitativ bedingt ist. Sie lassen jedoch vermuten, dass das Ausmass der Gefässverbindungen zwischen den artverschiedenen Partnern eine Rolle spielt. Selbstverständlich ist es nicht möglich, dies aus den Resultaten der zwei einzigen Versuche abzuleiten, doch haben die Parabiosezwillinge von Prof. HADORN (unveröffentlicht), der mit denselben Arten arbeitete, die gleichen Ergebnisse gezeitigt.

V. DISKUSSION

Wachstum und Metamorphose wurden schon auf Seite 632 und 640 diskutiert. Im folgenden Kapitel sollen deshalb nur noch die Probleme der Unverträglichkeitsreaktionen eingehender besprochen werden. Nachdem es gelungen war, beliebige Teile eines Amphibienkeims auf einen andern Keim zu übertragen, zeigte es sich sehr bald, dass sich die transplantierten Gewebe nur bei homoplastischen Kombinationen unbeschränkt, d. h. auch im spät larvalen und Metamorphosealter entwickelten. Heteroplastische Transplantate wurden in sehr vielen Fällen durch den Wirt zerstört oder vermochten sogar ihrerseits den Wirt mehr oder weniger zu schädigen. SCHWIND (1937) transplantierte Augenanlagen von *Rana sylvatica*, *Rana palustris* und *Rana pipiens*. Bei homoplastischer Verpflanzung vermochten sich die meisten Transplantate zu halten, obschon die mikroskopische Prüfung eine mehr oder weniger starke Lymphocyten-Konzentration in ihrer Umgebung ergab. Demgegenüber degenerierten beinahe sämtliche heteroplastisch verpflanzten Anlagen innerhalb kurzer Zeit. Auf den Schnitten waren jetzt nicht nur Lymphocyten, sondern auch grössere Leukocyten-An-

sammlungen sichtbar. Es ist also offensichtlich, dass der Organismus auf implantierte Stücke eines Organismus zu reagieren vermag. Er erkennt nicht nur „das Fremde“, sondern auch den Grad der Fremdheit. Steigt dieser, dann steigt auch die Stärke der Reaktion.

Horowitz (1937) beschrieb die rasche Degeneration von Muskeltransplantaten, die zwischen zwei *Triturus*-Arten *(T. viridescens* und *T. pyrrhogaster)* ausgetauscht wurden. Hadley (1929) erhielt entsprechende Resultate für Epidermisstücke von *Rana pipiens* und *Rana clamitans*. Ganz extreme Reaktionen beobachtete Hitchcock (1939) nach Verpflanzung von *Triturus*-Hautstücken in die Lymphsäcke von *Rana pipiens*. Die Unverträglichkeit war so stark, dass der Wirt schon nach wenigen Stunden zugrunde ging.

Andres (1945, 1946) und Roth (1945), beides Schüler von Prof. Baltzer, haben im Berner Zoologischen Institut Neuralmaterial, Epidermis und Derivate der Neuralleiste zwischen *Bombinator* und *Triton* xenoplastisch ausgetauscht. Alle transplantierten Gewebe gingen in charakteristischer zeitlicher Reihenfolge zugrunde. Selbst der *Bombinator*-Knorpel, der sich am längsten erhielt, schien die Metamorphose im Molchwirt nicht überstehen zu können.

Sehr viele embryonale Transplantationsversuche wurden auch von italienischen Biologen angestellt. Sie zeigten vor allem die grosse Bedeutung des Dotters bei hetero- und xenoplastischer Vereinigung. In vielen Fällen entschied sogar der Eidotter direkt über Verträglichkeit oder Unverträglichkeit (Cotronei und Perri, 1937). Auch hier folgte die Zerstörung der transplantierten Gewebe nicht immer direkt auf die Übertragung, sondern setzte je nach Wahl der Arten, Dottergehalt und Temperatur früher oder später ein (Spirito, 1932; Perri, 1932). Schwanzknospen zum Beispiel erlagen den Einflüssen des neuen biochemischen Mediums oft erst am Ende der Embryonalentwicklung, nachdem sie sich anfänglich sehr gut differenziert hatten (Reverberi, 1939).

Loeb (1937) diskutiert in seiner Arbeit „The biological basis of individuality“ diese hohe Spezifität des Einzelindividuums. Er glaubt, dass der Wirt mit seiner Reaktion auf die fremden Gene antwortet, die er nicht besitzt, d. h. er antwortet auf das, was jene fremden Gene gebildet haben. Die Unmöglichkeit jeder Voraussage der Reaktionsstärke, sogar bei Homo- und Syngenesio-(= Geschwister)-Transplantation lässt es deshalb wahrscheinlich erscheinen, dass eine sehr grosse

Zahl von Genen, vielleicht sogar alle, in irgend einer Weise für dieses „Individualitätsdifferential" verantwortlich sind. Diese Spezifität braucht aber trotzdem nicht in allen Geweben und Organen gleich stark ausgebildet zu sein; Keratin, Linsenfasern, verschiedene Hormone und Vitamine z. B. besitzen sie nicht.

Nach Loeb bestehen im Einzelorganismus normale physiologische Wechselwirkungen zwischen den einzelnen Organen. Erst der Transport stimulierender oder hemmender Substanzen ermöglicht seine Einheit. Eine Anzahl dieser Stoffe ist spezifisch und bedingt die Individualität; die Wechselwirkung zwischen den Organen wird dann am effektivsten, wenn diese spezifische Substanz in allen Geweben dieselbe ist. Der Organismus wäre also ein unteilbares Ganzes, in dem nicht nur die Organfunktionen, sondern auch alle Organe ohne funktionelle Verbindung wenigstens spezifisch aufeinander abgestimmt sind. Nicht nur jede Art, sondern sogar jedes Individuum besitzt seine chemischen Charakteristika, welche es von jedem andern Individuum der selben Art unterscheiden. Wenn nun diese Stoffe im Körper kreisen und das Gleichgewicht innerhalb der verschiedenen Gewebe desselben Organismus bedingen, ist es sehr wahrscheinlich, dass sie auch nach der Transplantation frei werden und dann das Gleichgewicht des Wirtes stören. Diese Annahme vermöchte zu erklären, weshalb bei Autotransplantation, also bei identischen spezifischen Substanzen, Bindegewebe und Blutgefässe dem Transplantat „entgegenwachsen", während Homo- und Heterotransplantate in den meisten Fällen bekämpft werden.

In unsern Experimenten stellten wir nun fest, dass eine chimärische Verbindung von *Triton alpestris* und *Triton palmatus* wohl nach gelungener Operation die Embryonal- und auch einen Grossteil der Larvalzeit ohne Beeinträchtigung der Lebensfähigkeit übersteht, dann aber in der Mehrzahl der Fälle einer Unverträglichkeit ihrer artverschiedenen Teile zum Opfer fällt. Von den wenigen Tieren, welche die Metamorphose überstehen, erweisen sich nur Ausnahmefälle auch weiterhin als ebenso vital wie die Kontrollen. Je nach der „Individualität" (im Sinne Loebs) der Partner führt die Krise rasch oder langsam zum Tode. Oft tritt dieser so schnell ein, dass Tiere am Morgen tot in der Schale liegen, die tags zuvor noch keinerlei Anzeichen irgendeiner Störung gezeigt hatten. In ungefähr zwei Dritteln aller Fälle kann jedoch eine mehr oder weniger starke Beeinträchtigung der normalen Funktionen beobachtet werden. Meist sind es Lähmungen, oft nur lokaler Natur; dann führen sie zu Gleichgewichtsstörungen. Vielfach aber ist der ganze Organismus gelähmt. Die Larven liegen leblos in der Schale und reagieren nicht mehr auf mechanische Reizung. Ihr Herz

schlägt aber noch und das Blut fliesst bis in alle Extremitäten. Eine zweite Art der Schädigung, die entweder für sich allein auftritt oder mit einer partiellen oder totalen Lähmung verbunden sein kann, betrifft das Blutgefäss-System. Das Ausmass der Störung variiert zwischen der geringen Erweiterung einzelner peripherer Gefässe und dem Zirkulationsstillstand in ganzen Körperteilen. Folgen dieser Ausfälle sind bei einzelnen Chimären schon von blossem Auge als grössere oder kleinere Blutungen in Gehirn, Schnauze, Extremitäten oder Rumpf sichtbar. Die histologische Untersuchung der Schnitte bestätigt wohl die bereits festgestellten Blutungen, zeigt auch oft noch weitere Schädigugen des Kreislaufsystemes, gibt aber überraschenderweise keine Erklärung der Lähmungserscheinungen.

Humphrey und Burns (1939) haben Gonaden-Praeprimordien von *Amblystoma tigrinum*, bestehend aus Ursegmentstiel, anstossendem axialem und lateralem Mesoderm und bedeckendem Hautektoderm, auf *Amblystoma punctatum* übertragen. Auch hier übersteht die chimärische Verbindung Embryonal- und Larvalzeit ohne Störungen. Mit dem Herannahen der Metamorphose stellen sich die ersten Reaktionen ein. Blutergüsse und Zirkulationsstillstand in den Beinen führen rasch zur Nekrose und oft zum Verlust ganzer Glieder. Die Epidermis wuchert stark und schuppt sich an verschiedenen Körperstellen in einzelnen Zellen oder ganzen Massen ab. Die Haut des Implantates bleibt normal, die Ränder dagegen sind stark betroffen. Durchmesser und Durchlässigkeit vieler Gefässe werden verändert. Oft steht die Zirkulation in Zehen und Haut still, während das Herz noch immer arbeitet. In der Endphase der Reaktion erscheinen die Tiere für das unbewaffnete Auge leblos. Sie reagieren nicht mehr auf mechanische Reize, auch beim fixieren nicht. Unter dem Binokular können jedoch noch immer Herzschlag und Kreislauf beobachtet werden. Diese Endphase dauert meistens zwei bis drei Stunden, dann sterben fast alle Tiere. Auch bei einer parabiotischen Vereinigung der beiden Arten wurden Unverträglichkeitsreaktionen im *punctatum*-Partner ausgelöst. Sie ziehen wiederum vor allem Epidermis und Blutkreislauf in Mitleidenschaft.

Da bei parabiotischen Paaren der *tigrinum*- bis nach dem Tode des *punctatum*-Partners normal bleibt, scheint es wahrscheinlich, dass die Reaktion im letztern das Resultat einer toxischen Substanz

ist, die von ihrem *tigrinum*-Bildner freigelassen wird, sobald sich die Metamorphose nähert. Unterstützt wird diese Ansicht durch die Tatsache, dass bei Transplantation die aus dem *tigrinum*-Transplantat entstandenen Teile nicht betroffen sind. Dass das toxische Agens nicht direkt als ein Stoff übertragen wird, zeigt das Fehlen jeglicher spezieller Reaktion in der Umgebung der Kontaktzone, sowohl bei Transplantation als auch bei Parabiose. Dass das Gift andererseits nicht im umgebenden Medium angehäuft wird, kann man dadurch beweisen, dass häufiger Wechsel in frisches Wasser den Gang der Reaktionen in keiner Weise hemmt. Es scheint deshalb wahrscheinlich, dass das Agens irgendeine im Blut entstandene Substanz ist. Die Frage, ob diese Substanz charakteristisch für alle *tigrinum*-Gewebe oder ein Gift mit lokaler Entstehung, das Produkt eines bestimmten Organs oder Gewebes sei, muss zweifellos zugunsten der zweiten Möglichkeit beantwortet werden. Auf Grund früherer Experimente (z. B. HARRISON, 1933/34) kann nämlich eine ganze Reihe von Organen und Geweben, zum Beispiel Gonaden, Leber, Pankreas, Milz, Thyreoidea, Herzmuskel usw. als mögliche Giftquelle eliminiert werden.

Es ist nun HUMPHREY und BURNS gelungen, die Reaktion durch intraperitoneale Implantation von *tigrinum*-Hautstücken in normale *punctatum*-Larven herbeizuführen. Die Giftdrüsen sind bei diesen Hautstücken bereits gut ausdifferenziert und offensichtlich funktionstüchtig. Die gutbekannte Giftwirkung der Hautdrüsen verschiedener Amphibien (NOBLE, 1931) lässt die Möglichkeit vermuten, dass diese Drüsen für die Reaktion verantwortlich gemacht werden müssen. Es sind deshalb Experimente mit Hautsekreten adulter *tigrinum*-Individuen durchgeführt worden, wobei man die *punctatum*-Testtiere entweder in Lösungen eingetaucht, solche injiziert oder ein kleines Stückchen getrocknetes Sekret in die Leibeshöhle gebracht hat. Die *punctatum*-Larven reagieren wohl ähnlich wie bei Transplantation oder Parabiose, doch haben die Hautsekrete nie alle Reaktionssymptome hervorrufen können. Die exakte Natur des toxischen Stoffes ist also auch damit nicht definitiv festgestellt; man ist aber heute in der Lage, die Unverträglichkeitsreaktionen bei Parabiose und Transplantation einer Substanz aus der Haut zuzuschreiben, die vom Blut transportiert wird und durch ihre Wirkung auf das cardiovaskuläre System den letalen Effekt hervorruft.

Bei den früher erwähnten Chimären von Stone (1934) hätte nach den obenstehenden Resultaten eigentlich Unverträglichkeit auftreten sollen. Stone selbst schreibt davon in seiner Arbeit nichts, doch berichten Humphrey und Burns nach Befragung Stones über die auch hier zu beobachtenden Reaktionen. Es sind die selben Störungen wie bei parabiotischer Kombination oder Transplantation, die sich aber in der Regel erst zwei bis vier Wochen nach der Metamorphose einstellen. Alle Symptome sind dabei auf den *punctatum*-Teil beschränkt !

Die Ergebnisse der erwähnten Arbeiten decken sich also mit den unsrigen in Bezug auf die betroffenen Systeme sehr gut. Dass die Epidermis in unsern Experimenten keinen Schaden leidet, darf wohl als unwesentliche Differenz betrachtet werden. Demgegenüber steht eine grosse Abweichung in der Ausdehnung der Schädigungen. Sowohl bei Transplantation als auch bei parabiotischer oder chimärischer Verbindung wird dort nur der *punctatum*-Partner geschädigt. Wie wir gesehen haben, sind bei unsern Chimären Gefässerweiterungen, Zirkulationsstillstand und Blutungen überall im Körper aufgetreten; sowohl in reinen *alpestris*- als auch in reinen *palmatus*-Körperteilen. Wie bereits gesagt, hat Stone (1934) in seiner eigenen Arbeit nichts von der Unverträglichkeitsreaktion geschrieben. Erst nach späterer Befragung durch Humphrey und Burns gibt er über ihr Auftreten Auskunft. Ist es da nicht möglich, dass ihm bei den Experimenten Reaktionen in *tigrinum*-Teilen, wenn sie vielleicht nur schwach sind, entgangen sein können ? Dass beispielsweise nur das schwerer zu beobachtende Blutgefässsystem betroffen ist, die auffallenden Epidermisveränderungen aber fehlen ?

Eine zweite kritische Bemerkung sei mir auch zur Arbeit von Humphrey und Burns (1939) gestattet: Das *tigrinum*-Transplantat liefert ja nicht nur einen Teil der Körperwandung, sondern oft auch Extremitäten. Wenn nun die Lähmung eine wirklich vollständige ist, die Tiere auch bei der Fixierung nicht mehr reagieren, wie von ihnen angegeben wird, sind dann nicht auch *tigrinum*-Teile mitbetroffen, entsprechend den *alpestris*-Bezirken in unsern Experimenten ?

Berücksichtigen wir diese beiden kritischen Einwände sowie die sicher recht verschiedenen Bedingungen zwischen blosser Transplantation und chimärischer Kombination ganzer Körperhälften,

dann dürfen wir wohl annehmen, dass es sich hier im Wesentlichen um die gleichen Vorgänge handelt. Die Annahme, dass auch in unsern Experimenten das toxische Agens in der Haut gebildet wird, erhält überdies Unterstützung durch das Fehlen einer deutlichen Reaktion bei a/p Dorsoventralchimären. In dieser Kombination erweist sich bekanntlich der dorsale Partner als der „dominante", d. h. er bestimmt Körpergrösse, Zeichnung und Zeit der Metamorphose. Der Grossteil der Haut stammt jedoch vom ventralen Partner. Auf Grund der Parabiose-Resultate Hadorns (unveröffentlicht) darf angenommen werden, dass *alpestris*-Haut auf einen *palmatus*-Organismus eine starke Giftwirkung ausübt, umgekehrt aber der *alpestris* durch den *palmatus* nur wenig oder gar nicht betroffen wird. In der dorsoventralen Verbindung müssten demnach wohl die p/a Chimären Unverträglichkeit zeigen (sehr viel a-Haut auf einem mehrheitlich die p-Merkmale tragenden Körper), nicht oder nur schwach dagegen die a/p Larven. Dass dies tatsächlich weitgehend zutrifft, haben wir bei der Besprechung der Dorsoventralchimären gesehen.

Die Wirkungsweise des Giftes und die Entstehung der verschiedenartigen Schädigungen kann bis heute nicht mit Sicherheit erklärt werden. Die grossen Blutungen müssen zweifellos durch direkten Blutaustritt aus den Gefässen entstanden sein. Die kleinen, zum Teil fast punktförmigen, sind möglicherweise Diapedeseblutungen, wie sie bei Einwirkung von chemischen Toxinen wie Phosphor, Arsen oder bei Knollenblätterpilz-Vergiftung (Hamperl, 1944) bekannt sind. Diapedeseblutung hängt zunächst von einer Strömungsverlangsamung in den Kapillaren ab (Zehen, Zentralnervensystem !). Stase wird aber meist durch chemische Gifte, aber zum Beispiel auch durch thermische Reize (Temperaturversuche !) ausgelöst. Im prästatischen Zustand wird die Gefässwand mehr oder weniger stark verändert. Die Gefässlichtung erweitert sich, die Wandung wird gedehnt, sodass sich Stomata (feinste Öffnungen in der Kittsubstanz zwischen den Endothelzellen) bilden können oder vorhandene erweitert werden (Hamperl, 1944).

Noble (1931) schreibt über die Giftdrüsen der Adulttiere, dass ihr Toxin eine ähnliche Wirkung wie Digitalis ausübe, also eine Verstärkung des Herztonus bewirke, die eventuell zum Herzstillstand führt. Krötengift verursacht bei höhern Tieren Übelkeit, Atemschwäche und Muskellähmung ! Ein weiterer Faktor, den wir

sicher nicht unberücksichtigt lassen dürfen, ist die Zusammensetzung der grossen Blutergüsse. Während man bei Reaktionen des Wirtes gegenüber heteroplastischen Transplantaten (Schwind, 1937, Horowitz, 1937, Harris, 1941, 1945 u. a.) sonst meistens in der Umgebung des Transplantates oder in allfällig auftretenden Blutungen Lymphocyten oder polymorphkernige Leukocyten beobachtet, bleibt hier das Verhältnis der einzelnen Blutzellen-Sorten dasselbe wie in den Gefässen. Die Blutung ist demnach das Resultat einer Schädigung des Kreislaufsystems selbst und nicht die Folge einer lokalen Reaktion. Sie kann deshalb sowohl *alpestris*- als auch *palmatus*-Körperteile betreffen.

Abschliessend kann also festgestellt werden: Wir haben es im vorliegenden Falle mit einer Unverträglichkeit bei heteroplastischer Kombination zu tun, bei der durch einen wohl nur in der *alpestris*-Haut entstandenen Stoff, der für die *palmatus*-Teile als Gift wirkt, der chimärische Organismus als Gesamtheit so stark betroffen wird, dass er in den meisten Fällen zugrunde geht. Das Toxin greift derart tief in die Lebensprozesse des Tieres ein, dass nicht nur ein Teil der p-Hälfte, sondern in vielen Fällen die ganze Larve vollständig gelähmt wird. Eine weitere Störung kann im Kreislaufsystem beobachtet werden. Sie führt zu schwerwiegenden Ausfällen oder Stauungen, die oft mit kleinern oder grössern Blutungen in verschiedenen Körperabschnitten verbunden sind. Die Lokalisation der Blutung gestattet jedoch keinen Schluss auf den Ort der zuerst aufgetretenen Störung. Das Zentralnervensystem ist gegenüber Ausfällen in der normalen Blutversorgung ausserordentlich empfindlich. Seine Zellen erleiden schon nach kurzer Zeit irreparable Schädigungen in der ähnlichen Art wie sie postmortal auftreten, wenn zwischen Tod und Fixierung eine gewisse Zeit verstreicht. Die Kerndegenerationen im Gehirn fassen wir aber nicht als unmittelbare Wirkungen der Unverträglichkeit, sondern als Folgeerscheinungen des Partialtodes eines einzelnen Organs im chimärischen Organismus auf, während dieser selbst, als Ganzes genommen, noch lebt.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Zwischen *Triton alpestris* (Symbol a) und *Triton palmatus* (Symbol p) wurden Chimären in der Weise hergestellt, dass nach der Gastrulation Keimhälften zu einem Ganzkeim vereinigt wurden. Die Kombination besteht entweder aus artverschiedenen Vorder- und Hinterhälften (Querchimären a-p oder reziprok p-a) oder Rücken- und Bauchhälften (Dorsoventralchimären a/p oder reziprok p/a).

2. Die Embryonalentwicklung verläuft ohne störende Reaktion zwischen beiden Partnern. Bei sorgfältiger und möglichst steriler Arbeit kommen etwa 20% der operierten Tiere zum Fressen.

3. Auch während des grössten Teils der Larvalzeit treten keine Störungen ein. Bei den Querchimären entwickeln sich Vorder- und Hinterteil im wesentlichen artgemäss, d. h. unbeeinflusst durch die artfremde Körperhälfte. Dies betrifft sowohl die Ausbildung des Zeichnungsmusters der Adulttiere als auch die absoluten Masse der einzelnen Körperteile. Das gegenüber den Kontrolltieren deutlich veränderte Verhältnis zwischen Kopf und Rumpf bleibt bestehen. Die für Rumpflänge und Kopfbreite aufgestellten Kurven wurden statistisch geprüft. Es zeigte sich, dass die für die Chimären erhaltenen Masse fast durchwegs in die Variationsbreite der Kontrolltiere fallen.

Bei den Dorsoventraltieren erweist sich der dorsale Partner als „dominant". Er bestimmt Grösse, Zeichnung und Zeitpunkt der Metamorphose. Bei den Querchimären ist für das Metamorphosealter der Kopfteil entscheidend (Hypophyse-Schilddrüse).

4. Kurze Zeit vor dem Erreichen des Metamorphosealters stellen sich bei den meisten Chimären Unverträglichkeitsreaktionen ein, die in der Mehrzahl der Fälle zum Tode führen. Nur wenige Tiere überstehen die Metamorphose.

5. Die Unverträglichkeitsreaktionen sind nicht bei allen Tieren schon äusserlich sichtbar. Bei der Mehrzahl jedoch können Lähmungserscheinungen und Störungen des Blutkreislaufes beobachtet werden. Die Lähmungen variieren zwischen blossen Gleichgewichts-

störungen beim Schwimmen einerseits und einer vollständigen Bewegungslosigkeit andererseits. Die Schädigung des Blutkreislaufes äussert sich bei schwach betroffenen Tieren in blosser Gefässerweiterung. Bei einigen sind aber ausserordentlich starke Blutungen, vor allem im Kopf, aufgetreten.

6. Die histologische Prüfung bestätigt die äusserlich festgestellten Blutungen und zeigt oft auch noch weitere Störungen des Kreislaufes. Sie gibt aber keine Anhaltspunkte über die Ursache der Lähmungen.

7. Der vermutete ungünstige Einfluss höherer Aussentemperatur sollte durch Temperaturexperimente geprüft werden. Diese verliefen bei p-a Chimären durchwegs negativ, während die vier geprüften a-p Tiere bei 28 Grad schon innerhalb eines Tages starben. Die geringe Zahl von Versuchstieren gestattet aber keinen definitiven Schluss, da auch von den unoperierten Kontrollen einige im Thermostat zugrunde gingen.

8. Bei den Dorsoventralchimären tritt ebenfalls eine Unverträglichkeitskrise mit den gleichen Symptomen ein, doch scheint sie nur die p/a Kombination stark zu treffen. Bei den a/p Tieren kann keine eigentliche kritische Zeit beobachtet werden.

9. Die von Hadorn (1945) für die Lähmungserscheinungen verantwortlich gemachten Pyknosen im Zentralnervensystem treten erst nach Aufhören der normalen Blutversorgung auf. Sie stehen kaum in direktem Zusammenhang mit der Lähmung, denn sie können bei vollständig gelähmten Tieren fehlen, deren Kreislauf noch ungestört funktioniert.

10. Der Vergleich mit den Resultaten von Humphrey und Burns (1939) sowie Stone (1934) weist darauf hin, dass wir es in der vorliegenden Arbeit wahrscheinlich mit einer toxischen Substanz zu tun haben, die in der Haut von *Triton alpestris* gebildet wird und die Störungen verursacht. Die spezielle Wirkungsweise konnte jedoch nicht erkannt werden, ebenso der Grund, weshalb Schädigungen in der Parabiose (Hadorn, unveröffentlicht) in erster Linie den p-Partner, bei den Chimären aber den ganzen Organismus treffen. Die Annahme eines *alpestris*-Hauttoxins vermag aber das Fehlen einer deutlichen Reaktion bei den dorsoventralen

a/p Chimären zu erklären, da hier die empfindlich reagierenden Systeme (Zentralnervensystem, Zirkulationssystem) reine a-Teile sind und der p-Keim fast nur das Haut-Ektoderm liefert, während im Gegenexperiment p/a der mehrheitlich die p-Merkmale tragende und aus p-Geweben bestehende Körper von einer ihn schädigenden a-Epidermis umhüllt wird.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

1945. Andres, G. *Über die Entwicklung des Anurenlabyrinthes in Urodelen (Xenoplastischer Austausch zwischen Bombinator und Triton alpestris).* Rev. suisse Zool., **52.**

1946. —— *Über Induktion und Entwicklung von Kopforganen aus Unkenektoderm im Molch (Epidermis, Plakoden und Derivate der Neuralleiste).* Rev. suisse Zool., **52.**

1940. Baltzer, F. *Über erbliche letale Entwicklung und Austauschbarkeit artverschiedener Kerne bei Bastarden.* Die Naturwissenschaften, **28.**

1928. Burns jr., Robert K. and Moore Burns, Lucile. *The growth of the whole organism and of the limbs in two species of Amblystoma united in parabiosis.* J. Exp. Zool., **53.**

1937. Cotronei, Giulio und Perri, Teodoro. *Ricerche sulle compatibilità ed incompatibilità embrionali negli Anfibi studiate con il metodo degli espianti.* Arch. zool. ital., **24.**

1947. Fischberg, M. *Experimentelle Auslösung von haploider und diploider Parthenogenese bei den Urodelen Triton palmatus und Triton alpestris.* Arch. Jul. Klaus-Stift., **22.**

1931. Glücksohn, Salome. *Äussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von Triton taeniatus* Leyd. *und Triton cristatus* Laur. Roux' Arch., **125.**

1914. Goeldi, E. A. *Die Tierwelt der Schweiz.* Bern.

1929. Hadley, Charles E. *The compatibility of skin of Rana pipiens and Rana clamitans as tested by transplantation.* J. Exp. Zool., **54.**

1936. Hadorn, Ernst. *Übertragung von Artmerkmalen durch das entkernte Eiplasma beim merogonischen Triton-Bastard palmatus-Plasma x cristatus-Kern.* Verh. d. Deutschen Zool. Ges., **36.**

1945*a* —— *Entwicklungsleistungen und Unverträglichkeitsreaktionen bei Artchimären von Triton.* Rev. suisse Zool., **52.**

1945*b* —— *Beitrag zur Entstehung der Mikrophthalmie.* Arch. Jul. Klaus-Stift., **20.**

1944. Hamperl, Herwig. *Lehrbuch der allgemeinen Pathologie und der pathologischen Anatomie.* Berlin, Springer-Verlag.

1941. Harris, Morgan. *The establishment of tissue specifity in tadpoles of Hyla regilla.* J. Exp. Zool., **88.**
1945. —— and Eakin, Richard M. *Incompatibility between amphibian hosts and xenoplastic grafts as related to host age.* J. Exp. Zool., **98/99.**
1924. Harrison, Ross G. *Some unexpected results of the heteroplastic transplantation of limbs.* Proc. Nat. Ac. Sci.
1933/34. —— *Heteroplastic grafting in embryology.* The Harvey Lectures.
1939. Hitchcock, Harold Bradford. *The behavior of adult amphibian skin cultured in vivo and in vitro.* J. Exp. Zool., **81.**
1937. Horowitz, Norman H. *Tissue reaction to the transplantation of muscle in the urodele, Triturus viridescens viridescens.* J. Exp. Zool., **76.**
1939. Humphrey, R. R. and Burns jr., R. K. *An incompatibility manifested in heteroplastic parabiosis or grafting in Amblystoma due to a toxin of cutaneous origin.* J. Exp. Zool., **81.**
1945. Linder, A. *Statistische Methoden für Naturwissenschafter, Mediziner und Ingenieure.* Verlag Birkhäuser, Basel.
1937. Loeb, Leo. *The biological basis of individuality.* Science, **86.**
1931. Noble, G. K. *The biology of the Amphibia.* Mc Graw-Hill.
1932. Perri, Teodoro. *Sul comportamento dell'abbozzo oculare di Tritone trapiantato in embrioni di Rana esculenta. Processi distruttivi e potenza di ricupero.* Roux' Arch., **126.**
1939. Reverberi, G. *Il comportamento dell'abbozzo caudale degli Anfibi nei trapianti etero- e xenoplastici.* Arch. zool. ital., **26.**
1945. Roth, H. *Chimärische Neuralsysteme (Transplantation zwischen Triton alpestris und Bombinator pachypus).* Arch. Jul. Klaus-Stift., **20.**
1946. Rutz, H. *Die Amphibien der Umgebung von Zürich.* Vierteljahresschrift Naturforsch. Ges. Zürich, **91.**
1937. Schwind, Joseph L. *Tissue reactions after homoplastic and heteroplastic transplantation of eyes in the Anuran Amphibia.* J. Exp. Zool., **77.**
1932. Spirito, Aldo. *Ricerche di innesti e di trapianto su parti embrionali isolate negli embrioni di anfibi.* Roux' Arch., **127.**
1934. Stone, L. S. *Production and metamorphosis of chimeras in Anurans and Urodeles.* Proc. Soc. Exp. Biol. Med., **31.**
1937. Twitty, Victor C. *Experiments on the phenomen of paralysis produced by a toxin occurring in Triturus embryos.* J. Exp. Zool., **76.**

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 55, Fascicule supplémentaire nº 1. — mars 1948

Travaux de l'Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.
Université de Fribourg.
Directeur: Prof. J. Kälin.

Recherches embryologiques sur *Catharacta skua* Brünn. (Ptérylose et ossification)

par

Joseph MAILLARD

Avec une planche, 47 figures dans le texte et 8 tableaux.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

De nombreuses études ont été consacrées à la formation du plumage des oiseaux. Tandis que la plupart des auteurs: Nitzsch (1840), Heinroth (1898), Jones (1907), Graul (1907), Schaub (1907 et 1914), Grosser et Tandler (1909), etc. s'intéressaient à l'origine et à la formation de plumes isolées et, en particulier, au passage de la structure du néoptile à celle du téléoptile, seuls, quelques auteurs ont choisi la ptérylose embryonnaire elle-même, comme objet de leurs travaux, et nous ont fourni des observations, plutôt sommaires, de leur répartition en groupes plus ou moins « condensés » à la surface du tégument. Parmi ces derniers, il convient de signaler Studer (1887) qui étudia certaines particularités du plumage initial de quelques manchots (*Pygoscelis papua* Forst., *Catarrhactes chrysocome* Forst., *Catarrhactes chrysolophus* Brandt, etc.); Wohlhauer (1901), qui donna de brèves indications, assez inexactes d'ailleurs, des plumes embryonnaires du manchot *Catarrhactes chrysocome*, puis Lamont (1925) qui, le premier, décrivit plus ou moins complètement les trois poussées plumeuses (séries = « Federfolge ») du canard, sans toutefois attacher d'importance aux caractéristiques de leur extension. Quant à Holmes (1935), dont les descriptions se rapportent à la ptérylose embryonnaire de *Gallus domesticus* L., elle ne tient compte que de la première série. Broman (1941), lui, s'en tient à quelques données succinctes du plumage embryonnaire de certains nidicoles comme *Hirundo rustica* L., *Riparia riparia* L., *Corvus cornix* L., etc...

Le premier essai de considérer la distribution des ébauches pennigères, non pas comme un phénomène stagnant et déterminé dès les premiers stades de l'incubation, mais comme le résultat d'une extension progressive, a été tenté tout d'abord par Portmann et Gerber (1935) dans une courte communication sur *Podiceps*

cristatus L. C'est enfin GERBER (1939) qui publia une étude véritablement approfondie de la ptérylose embryonnaire de quelques *Alectoromorphes*.

Cette seule énumération prouve suffisamment que les recherches exhaustives sur le processus de la ptérylose embryonnaire l'ont été sur une échelle des plus restreintes. C'est à la suite de cette constatation que M. le professeur Dr KÄLIN eut l'obligeance d'orienter mes investigations dans cette direction. Grâce à la bienveillance de feu le professeur R. ANTHONY, directeur du Laboratoire d'Anatomie comparée au Muséum National d'Histoire naturelle à Paris, M. le professeur KÄLIN pouvait me remettre un matériel précieux, puisqu'il provient des régions antarctiques.

Après avoir servi à l'étude de la ptérylose embryonnaire, une partie de ce matériel rare a été utilisée pour des recherches sur le processus de l'ossification durant l'incubation et les premiers jours après l'éclosion. Les seuls travaux de ce genre se rapportant aux oiseaux ont été publiés par SCHINZ et ZANGERL (1937) et ERDMANN (1940). Les premiers ont étudié l'ossification du squelette complet de *Gallus domesticus*; le second, uniquement celle du crâne de deux races de *Gallus domesticus*.

Pour l'amabilité et l'intérêt particuliers dont M. le professeur KÄLIN a constamment fait preuve à l'égard de mes recherches, pour le soutien et les conseils de tout genre dont il n'a cessé de m'entourer, je me fais un devoir de lui exprimer mes sincères remerciements et ma profonde reconnaissance.

En outre, je tiens à remercier cordialement M. Pierre GEINOZ, préparateur à l'Institut de Zoologie, dessinateur aussi consciencieux qu'habile, pour l'aide continuelle qu'il a bien voulu m'accorder dans l'élaboration et la mise au point des dessins et des planches figurant dans la thèse.

MATÉRIEL

Le matériel à ma disposition compte vingt-deux embryons de *Catharacta* Brünn. de la famille des *Stercorariidae* ou mouettes rapaces du Pôle sud, appartenant aux deux races: *Catharacta skua antarctica* Lesson et *Catharacta skua maccormicki* Saunders et provenant des documents embryogéniques collectionnés par la Deuxième Expédition antarctique française (1908-1910).

Parmi ces vingt-deux embryons, j'ai pu en utiliser dix-sept pour l'étude du processus de la ptérylose embryonnaire, car trois des plus petits ne portent encore aucune trace d'ébauches pennigères et les deux plus grands appartiennent déjà à la ptérylose post-embryonnaire. Même s'il ne s'agit point d'une série d'embryons aussi complète que celle de *Sterna hirundo* L. et de *Larus ridibundus* L. utilisée par Gerber (1939) et obtenue au laboratoire en couveuse électrique, les documents de *Catharacta skua* Brünn. n'en méritent pas moins une analyse détaillée, puisque, par une heureuse coïncidence, ils s'échelonnent, d'une manière presque parfaitement régulière, du douzième au trentième jour d'incubation. De plus, ces embryons appartenant à la famille des *Stercorariidae*, proche parente de celle des *Laridae* dont font partie *Sterna* et *Larus*, nous permettront d'établir d'intéressantes comparaisons avec les résultats obtenus par Gerber.

Me basant sur la date d'apparition de trois poussées d'ébauches diverses (dont la définition sera donnée ci-après), j'ai rangé ces dix-sept embryons en trois groupes, et chacun des deux premiers a été, à son tour, divisé en deux stades déterminés selon le degré de développement atteint par les ébauches plumeuses de la première et de la deuxième série. Dès le moment où les premières ébauches pennigères apparaissent jusqu'au terme de l'incubation, je distingue donc cinq stades différents, rangés en trois groupes.

En ce qui concerne l'âge des divers embryons, je m'en suis strictement tenu aux indications fournies par L. Gain, naturaliste de l'expédition (Deuxième Expédition antarctique française, 1908-1910. Vol. III: Oiseaux antarctiques, 1914). Lorsque certains individus ne portaient aucun numéro d'ordre, leur âge a été déterminé en comparant leurs proportions et leurs caractères morphologiques externes avec ceux des embryons munis d'indications certaines.

MÉTHODE

Pour l'étude de la ptérylose embryonnaire, chaque stade a été très exactement observé au stéréomicroscope « Reichert ». De chacun de ces stades, plus de cent dessins ont été levés, en particulier dès que des différences sensibles existaient par rapport à l'embryon immédiatement précédent et, enfin, j'ai tiré de nombreuses photographies, soit des embryons en entier, soit de certaines parties présentant des particularités intéressantes comme le centre du bassin et le centre alaire. Puis, les parties du tégument réservées aux recherches de l'enfoncement (retrait de la deuxième série) ont été détachées et coloriées en bloc au Boraxcarmin, puis débitées en séries de coupes (de 12 à 18 μ).

Quant au procédé de confection des préparations transparentes (Durchsichtigkeitspräparate) employées pour l'étude de l'ossification,

il est presque entièrement identique à celui qu'a indiqué mon collègue R. Keller (1946).

Ce procédé peut se résumer de la façon suivante:

1. Après lavage complet à l'eau courante (3-4 jours), afin d'éliminer toute trace de substance nuisible à la coloration subséquente, les embryons conservés dans l'alcool subissent une nouvelle fixation au formol 4%, faiblement ammoniacal (2-7 jours). Puis nouveau lavage à l'eau courante (3-4 jours).

2. Blanchir dans un mélange d'eau oxygénée à 4% avec trace d'ammoniaque, jusqu'au moment où le tégument devient blanchâtre et presque transparent.

3. Lavage soigné à l'eau distillée sous la cloche de la trompe à vide (½-3 h.).

4. Bains successifs d'alcool 70-80-90% de 3 jours chacun, suivi du dégraissage dans un mélange d'alcool absolu et d'éther (1: 1) (2-7 jours): chacune de ces solutions doit rester faiblement basique.

5. Série descendante des alcools 96-80-70% (2-3 jours chacun).

6. Lavage soigné à l'eau distillée (changer plusieurs fois).

7. Séjour dans une solution de 1% NaOH à la température ordinaire (1-10 jours); une solution brunissante doit être changée.

8. *Coloration* dans une solution de 1% NaOH à laquelle on a ajouté de l'alcool à 96% saturé d'Alizarinum cristallizatum jusqu'au moment où le tout prend une teinte violette-rougeâtre (5-10 jours) à la température du laboratoire.

9. Différenciation à l'eau distillée jusqu'à ce que seules les parties colorées du squelette apparaissent en rouge. Pour les embryons plus volumineux, il vaut mieux après 24 h. remplacer l'eau distillée par de l'alcool à 70%, puis à nouveau, après 24 h., revenir à l'eau distillée et ainsi de suite jusqu'au moment où tout colorant superflu a disparu.

10. Bain de 3 jours chacun dans les alcools à 70%, 80% et 96%, l'éther pur, le benzol, l'essence de Wintergrün.

11. Faire disparaître les bulles d'air au moyen de la pompe à vide.

12. Conserver les préparations dans un mélange de 5 parties d'essence de Wintergrün et une partie d'Isosafrol.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES STERCORARIIDAE

Dans les travaux de Gain (1914), les deux formes de la Mouette rapace antarctique qui sont à ma disposition portent le nom de *Megalestris antarctica* (Lesson) et *Megalestris maccormicki* (Saun-

ders), mais selon PETERS (Check-List of Birds of the World, Vol. II, 1934), elles doivent être rangées dans le genre *Catharacta* Brünnich; il s'agit donc de deux sous-espèces qui doivent être dénommées, la première: *Catharacta skua antarctica* Lesson, la seconde: *Catharacta skua maccormicki* Saunders.

Quant à la biologie de *Catharacta*, je me contenterai de coordonner les principales observations relevées par différents auteurs, observations éparses dans toute une série d'ouvrages et se rapportant aux caractéristiques suivantes:

Selon la plupart des auteurs, CLARKE (1900), ANDERSSON (1905), REICHENOW (1908), GAIN (1914), MÉNÉGAUX (1907), *Catharacta skua* construit son nid sur le gravier ou des rocs moussus. Parfois, on trouve autour du nid, quelques touffes de mousse ou de lichens; quelquefois même, le nid est construit dans un creux du rocher avec des plumes et du duvet de manchots, mais le fait est assez rare. En général, la construction du nid est simple, sans apprêt, une dépression dans le sol ou un creux dans la roche suffisent. Le plus souvent, on ne trouve que deux œufs par nid, REICHENOW (1908), TURQUET (1907), GAIN (1914), SZIELASKO (1926). D'après ANDERSSON (1905), on ne trouve jamais plus d'un œuf ou d'un poussin par nid. Et GAIN donnant l'explication de la présence d'un seul poussin par nid, écrit: « Lorsqu'il y a deux poussins par nid, ils s'accordent mal entre eux. Et des deux, presque toujours un seul survit, l'autre ayant été tué soit par ses parents, soit par d'autres oiseaux, soit par un voisin. D'ailleurs, presque toujours, l'un des deux est de meilleure venue et paraît plus robuste que l'autre. » Les seuls auteurs qui donnent des indications sur la durée de la période d'incubation sont WILSON (1907) et GAIN. Ce dernier en particulier donne les chiffres suivants: « Les premiers œufs ayant été pondus le 2 décembre 1903, les premiers poussins apparaissent vers le 1er janvier. » L'incubation dure donc environ un mois.

Quant à la biologie des poussins, GAIN fait la remarque suivante: « Les poussins sont capables de courir, de chercher et de prendre leur nourriture dès la sortie de l'œuf. » Il s'agit donc d'une forme nidifuge, mais passablement rapprochée du type nidicole et faisant partie du troisième des sept groupes ontogénétiques des oiseaux établis par PORTMANN (1935). Ce groupe est caractérisé par le fait que les jeunes poussins ne quittent généralement le nid que dans le sens d'une réaction fugitive typique. En outre, ils sont recouverts d'un néoptile bien développé. GAIN lui-même a constaté que « certains nids étaient abandonnés par les poussins, ceux-ci fuyant à son approche pour aller se cacher dans les creux de rocher ». Il semble que tous les *Laridae* et *Opisthocomus* Ill. sont des exemples caractéristiques du même groupe.

Les premiers poussins ayant éclos vers le 1er janvier 1908, GAIN constate que « certains commencent à voler à la fin février, lorsqu'ils ont presque atteint la taille des adultes. Au début de mars, ils ont

abandonné leur rookerie, et on en voit autour des cadavres de phoques ». La capacité de vol se présente donc vers l'âge de deux mois. MÉNÉGAUX (1907) fait la remarque « qu'à la suite des batailles qu'ils se livrent, comme conséquence aussi du manque de soins de la part de leurs parents, les poussins d'un même nid tendent à s'éloigner l'un de l'autre ». Plus loin, GAIN ajoute: « Nous n'avons jamais vu les parents nourrir directement les jeunes, les adultes déposent sur le sol, près du nid, des fragments de poissons ou de crustacés que les poussins mangent, agissant en cela exactement comme le fait une poule avec ses petits. Très tôt les parents abandonnent les jeunes ou tout au moins ne leur prodiguent point de soins empressés. Ils abritent peu les poussins. »

PREMIÈRE PARTIE: LA PTÉRYLOSE

CHAPITRE PREMIER

LE PROCESSUS GÉNÉRAL DE LA PTÉRYLOSE DE *CATHARACTA SKUA* BRUNN.

Remarque préliminaire.

Dans les descriptions suivantes, j'use des mêmes termes employés et définis par PORTMANN et A. GERBER (1935 et 1939). C'est ainsi que je distingue entre centres plumeux (Federzentren) et champs plumeux (Federfelder) dont je me servirai en les définissant de la manière suivante:

1. Un centre plumeux comprend une région du tégument à partir de laquelle les ébauches pennigères s'étendront progressivement aux zones voisines. Le centre plumeux sera donc caractérisé par un développement plus précoce et en général plus rapide des ébauches pennigères, alors que, dans les parties voisines, les bulbes en sont à un stade plus tardif.

Nous distinguons avec GERBER (1939) les centres plumeux suivants:

1 centre dorsal postérieur (c.d.p.): Hinteres Rückenzentrum,
1 » » antérieur (c.d.a.): Vorderes Rückenzentrum,
2 centres caudaux ou coccygiens (c.c.): Schwanzzentrum,
2 » du bassin (c.b.): Beckenzentrum,

1 centre du vertex (c.v.): Scheitelzentrum. Il comprend 3 centres partiels: centre sous-oculaire (c.s.oc.), centre sus-oculaire (c.sus.oc.), centre des commissures (c.com.).
2 centres scapulaires (c.s.): Schulterzentrum.
2 » pectoraux (c.p.): Brustzentrum.
2 » abdominaux (c.abd.): Bauchzentrum.
2 » tibio-fémoraux (c.t.f.): Schenkelzentrum.
2 » alaires (c.al.): Flügelzentrum.

2. Un champ plumeux comprend une région du tégument dans laquelle les ébauches pennigères se forment et se développent simultanément. La caractéristique d'un champ plumeux sera l'apparition et la poussée presque simultanées des ébauches. Quant au terme: « Federfolge » employé par Gerber (1939) pour désigner l'apparition de trois poussées plumeuses distinctes, je l'ai rendu en français par « série de plumes ». Ainsi, je distinguerai une première série qui, comme l'expression l'indique, comprend les plumes dont les bulbes pennigères se forment en premier lieu. Cette première série, comme Gerber l'a constaté, donnera les « praepennae », c'est-à-dire les précurseurs des plumes de contour ou grandes pennes. La deuxième série formera les « praeplumae », c'est-à-dire les précurseurs des plumes de duvet et la troisième série, les « praefiloplumae », c'est-à-dire les précurseurs du fin duvet (filoplumes) de la base des plumes de contour. Avec le matériel à ma disposition (comprenant uniquement deux exemplaires de ptérylose postembryonnaire), il ne m'a pas été possible de suivre pas à pas le développement futur de ces trois « séries » distinctes par leur origine et leur fonction et par conséquent de déterminer avec exactitude comment le passage *praepennae* → *pennae*, *praeplumae* → *plumae*, *praefiloplumae* → *filoplumae* se réalise.

Afin de pouvoir aisément comparer les ébauches pennigères des différents centres et des divers stades du même centre entre eux et mes résultats avec ceux de Gerber, j'ai en outre adopté et traduit les termes, établis par cet auteur, pour désigner le développement progressif d'une seule et même ébauche, mais en me basant uniquement sur les différences de forme rencontrées et observées chez *Catharacta*. Je le fais dans l'espoir que ces expressions, utilisées

pour la première fois dans une étude paraissant en français, permettront de créer une certaine base commune de terminologie.

Les expressions employées pour les divers stades des ébauches sont les suivantes:

1) *Protubérances précoces* (Frühes Höckerstadium) désignent des

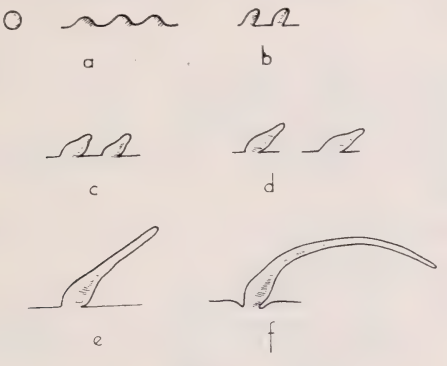


Fig. 1.

Les stades successifs du développement des ébauches pennigères.
a) protubérances précoces; *b*) protubérances avancées; *c*) papilles précoces; *d*) papilles avancées; *e*) ébauche filiforme précoce; *f*) ébauche filiforme avancée (Agr. env. 5 ×).

ébauches nettement individualisées, mais n'accusant que peu de relief (fig. 1 *a*).

2) *Protubérances avancées* (Spätes Höckerstadium) se sont davantage soulevées et penchent légèrement vers l'arrière (fig. 1 *b*).

3) *Papilles précoces* (Frühes Papillenstadium) sont munies d'un soupçon de pointe et se rétrécissent faiblement à la base (fig. 1 *c*).

4) *Papilles avancées* (Spätes Papillenstadium) portent une pointe déjà plus longue, mais qui ne dépasse point la longueur de la partie renflée (fig. 1 *d*).

5) *Ebauche filiforme précoce* (Frühes Fadenstadium): la pointe de l'ébauche s'est fortement allongée et surpasse la partie renflée du bulbe pennigère (fig. 1 *e*).

6) *Ebauche filiforme avancée* (Spätes Fadenstadium): la pointe reprend l'apparence d'un fil dont la longueur surpasse plusieurs fois la portion renflée de la base (fig. 1 *f*).

Tableau synoptique 1.

Les modifications essentielles intervenant au cours de la ptérylose de Catharacta skua.

Stades	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développemen[t] maximal des ébauches
1	1 *a*	12-13 jours (Gain)	Membrane nictitante limitée à l'angle antérieur de l'œil; 14 plaques de la sclérotique régulièrement disposées. Extrémités en palette.	c.c.,c.b., c.d.p., c.d.a.	aucune	*1re série :* Pr[o]tubérance[s] précoces (c.c.)
	1 *b*	13-14 jours (Gain)	Membrane nictitante recouvre un cinquième de la partie visible du bulbe oculaire; anneau sclérotical de 15 plaques. Diamant faiblement ébauché sur la mâchoire supérieure. Faible indication superficielle des phalanges des extrémités postérieures.	c.s.	aucune	*1re série :* Pr[o]tubérance[s] précoces (c.c.)
2	2 *a*	14-15 jours (Gain)	Membrane nictitante s'est étendue vers la région supérieure du bulbe oculaire. Plaques de la sclérotique en partie cachées par les paupières, neuf encore visibles. Rayons de la main et du pied mieux visibles. Pointe du bec bien distincte.	c.t.f., c.abd., c.p., c.v. en 3 centres partiels (c.sus. oc., c.s.oc., c.com.) c.al.	c.d.p. + c.d.a., c.b. + c.d.p.	*1re série :* Pro tubérances avancées
	2 *b*	15-16 jours*	Membrane nictitante couvre un quart de la partie visible du bulbe oculaire. Anneau sclérotical complètement caché. Extrémités postérieures avec doigts visibles.	aucun	c.c. + c.d.p., c.b. + c.t.f., c.p. + c.abd., c.p. + c.s.oc. + c.com.	*1re série :* Papilles préco ces (c.c.)
3	3 *a*	16 jours (Gain)	Paupières plus rapprochées. Partie visible de la membrane nictitante très diminuée. Régions des doigts de l'aile bien visible.	aucun. *Apparition de la 2e série* (c.c.)	c.d.a. + c.v. c.d.a. + c.p. c.b. + c.p. c.b. + c.s.	*1re série :* Papilles avancées (c.c.)

* L'âge de l'embryon a été approximativement déterminé par l'auteur (voir page 4).

Sta-des	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développement maximal des ébauches
	3 *b*	16-18 jours (Gain)	Diamant nettement formé.	*2e série* dans c.c., c.b., c.d.p., c.d.a., c.t.f., c.abd.	c.d.a. + c.s., c.p. + c.s., c.al. + c.s., c.c. + c.abd., c.t.f. + c.abd.	*1re série :* ébauches filiformes précoces (c.c.)
	3 *c*	18 jours (Gain)	Œil presque fermé.	*2e série* dans tous les centres exceptés les c.s.oc. et com.	Tous les centres reliés les uns aux autres.	*1re série :* ébauches filiformes longues. *2e série :* protubérances précoces.
	3 *d*	18-20 jours (Gain)	Ebauches des écailles épidermiques au talon et au tarso-métatarse.	*2e série* dans tous les centres même dans les c.s.oc. et c.com.		*2e série :* protubérances avancées (c.c.).
4	4 *a*	21 jours environ (Gain)	Ebauches des écailles plus développées au tarso-métatarse.	*2e série* son extension est terminée excepté dans l'« aptérie » médiane ventrale.		*2e série :* papilles précoces.
	4 *b*	22 jours environ (Gain)	Ebauches des écailles sur les doigts du pied.	« Aptérie » médiane occupée par la 2e série. (Quelques faibles ébauches de 3e série dans c.c.)	Tous les centres reliés par la 2e série.	*2e série :* idem à 4 *a*.
5	5 *a*	22 jours (Gain)	Ecailles recouvrant toute la partie supérieure des doigts.	Apparition de la *3e série* dans tous les centres exceptée zone sous-oculaire.		*2e série :* Papilles avancées. (c.c.)

Stades	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développemen maximal des ébauches
	5 *b*	23 jours environ *		Extension de la *3e série* à tous les centres.		*1re série*: ébau ches filifor mes très longues.
	5 *c*	24 jours *	Partie inférieure et supérieure des doigts recouvertes d'écailles.	Sans changement dans l'extension des trois séries.	3e série relie les centres entre eux.	
	5 *d* 5 *e* 5 *f*	23-24 23-24 24 jours (Gain)	Embryons plus grands que 5 *c*. Proportions générales se rapprochant de celles des embryons à terme.	Quelques ébauches de 3e série s'enfoncent en particulier dans c.c., c.d.p. et c.b.		
	5 *g*	Au terme de l'incubation (Gain) 28-30 jours	Œil complètement fermé. Les narines se sont ouvertes.	*3e série* s'enfonce et n'est plus visible à la surface de la peau dans aucun centre. Enfoncement de la *2e série* dans quelques centres.		Les ébauches de la 1re séri prennent l'aspect de filaments très longs. (c.c.)

Dans ce premier chapitre, je m'attacherai à indiquer comment la ptérylose, considérée dans son ensemble, se développe, c'est-à-dire quels sont ses points de départ, dans quel ordre les divers centres ou champs de plumes apparaissent, comment ils s'étendent et progressent. La figure 2 représente l'extension progressive des ébauches de la première série.

Au cours du p r e m i e r s t a d e, les ébauches initiales parfaitement déterminées se forment dans les centres suivants: c.c., c.d.p., c.d.a., c.b. et c.s. (protubérances précoces). A part les régions citées, la peau est glabre et nue; les centres en formation,

parfaitement délimités et très restreints. Les bulbes pennigères les mieux développés se trouvent dans le c.c. (centre coccygien d'Anthony, 1907). D'une manière générale, la ptérylose débute dans la moitié postérieure de l'embryon, alors que la tête volumineuse est encore complètement dépourvue de toute ébauche.

Dès le deuxième stade, la ptérylose poursuit sa marche vers la partie antérieure, non sans avoir auparavant envahi les zones tibio-fémorales (c.t.f.), abdominales (c.abd.), pectorales (c.p.) dont le point de départ est localisé vers la partie postérieure de ces centres. A ce stade, des protubérances précoces apparaissent sur l'avant-bras et la main (c.al.) et ensuite dans les trois centres partiels que je considère comme une différenciation du c.v. décrit par Gerber: c.sus.oc., c.s.oc. et c.com. (fig. 2). Tandis que les bulbes pennigères de la première série ne sont que faiblement accusés dans les centres antérieurs, ceux des régions postérieures sont beaucoup plus nettement marqués, puisqu'ils atteignent déjà le stade de papilles précoces. En outre, alors que, dans la partie antérieure, la liaison entre les divers centres n'est que très partiellement réalisée; dans la partie postérieure, il devient déjà malaisé de déterminer leurs limites respectives. Le c.d.p. et le c.d.a., le c.d.p. et le c.b. sont spécialement en liaison entre eux.

A partir du troisième stade, pendant que la première série continue de se développer tout spécialement dans le sens de l'allongement des bulbes pennigères individuels et relativement peu dans le sens de son extension à la surface du tégument, la ptérylose est caractérisée par l'apparition d'une deuxième série d'ébauches, celles des praeplumae, et, comme pour la première, tout d'abord uniquement localisée dans le c.c. Tandis que l'extension topographique de la première série, au moins au début, est à tendance dorso-ventrale, celle de la deuxième série est caractérisée par une prédominance initiale du développement caudo-céphalique. C'est ainsi que la deuxième série a une tendance particulière à envahir d'abord toute la partie caudale d'un centre avant de progresser vers l'avant (c.d.a., c.s., c.v.). La liaison est réalisée entre c.d.a. et c.v. — entre c.d.a. et c.p. — c.b. et c.p. — c.b. et c.s.

A ce stade, la progression centrifuge de la 1re série étant terminée, je l'ai représentée par un schéma ombré réalisé de la manière

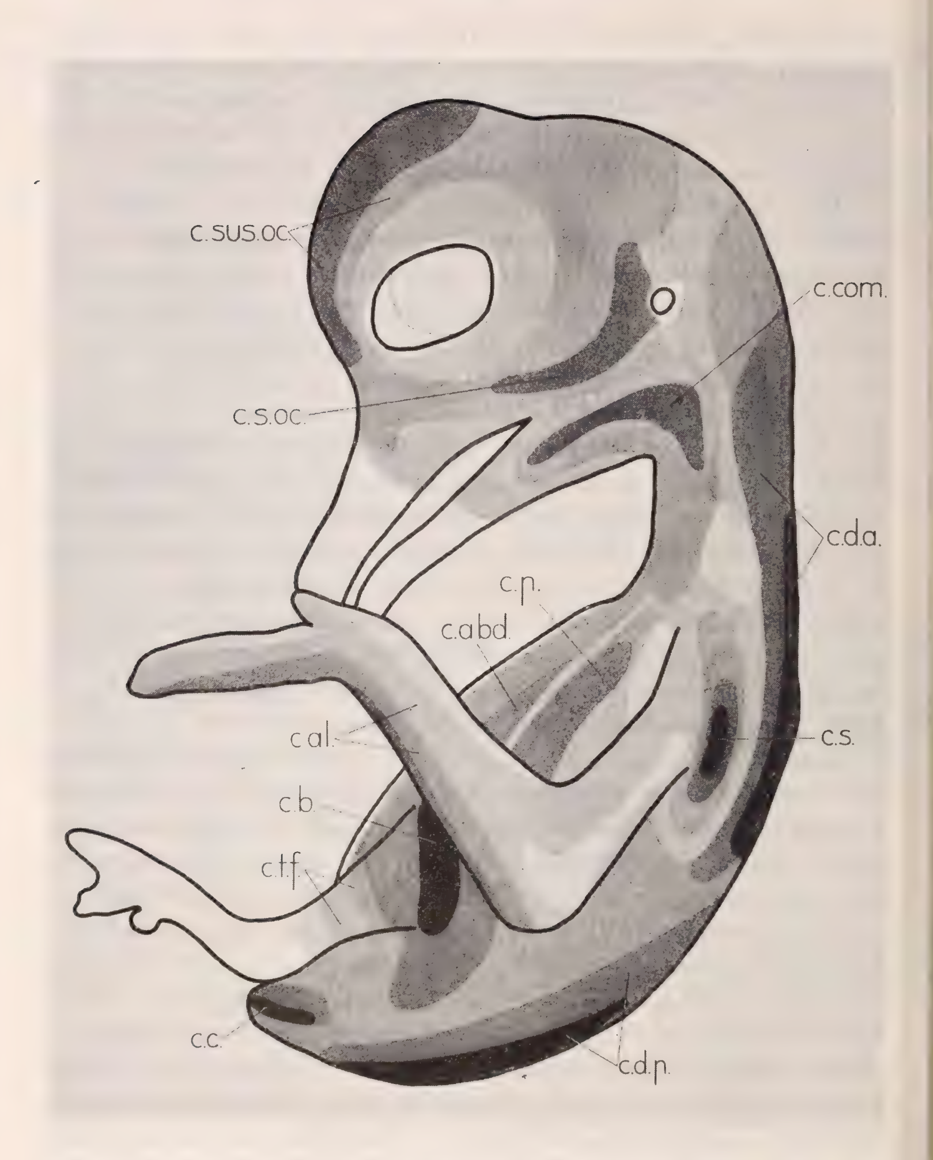


Fig. 2.

Schéma de l'extension progressive de la 1re série (praepennae).

Les surfaces les plus foncées indiquent les régions où les ébauches plumeuses apparaissent en premier lieu; les surfaces les plus claires, les régions où elles apparaissent en dernier lieu. (Agr. env. 5 ×.)

suivante: Le dessin de chacun des embryons 1 *a* à 3 *b* avec les limites correspondantes de chaque centre a été projeté sur le dessin de 3 *a*, de sorte que le pourtour général de chaque embryon a donc été égalé arbitrairement à celui de 3 *a*. Toutes proportions gardées, il a été aisé de représenter l'extension progressive de la ptérylose (fig. 2).

Ce n'est que durant le quatrième stade que la 2e série occupera complètement chacun des centres. Dans certaines régions, la 2e série franchit même les limites de la 1re, c'est en particulier le cas dans l'« aptérie » médiane ventrale et sur la marge dorsale du c.s. où la 2e série établit avec le c.d.a. une liaison plus étroite que ne l'avait réalisée la première. Et les divers centres sont alors reliés entre eux par la 2e série. Quant au développement respectif de ces deux séries, alors que la première dépasse le stade filiforme avancé dans la plupart des centres, la 2e série atteint à peine le stade papillaire précoce uniquement dans le c.c.

La dernière étape (cinquième stade) de la formation embryonnaire est caractérisée par l'apparition d'une 3e série sur les bourrelets folliculaires de la 1re série (bourrelets circulaires à la base des praepennae). Comme pour les deux séries précédentes, cette troisième poussée d'ébauches pennigères prend d'abord naissance dans le c.c., car c'est ici que les bourrelets sont les plus développés. L'extension de cette 3e série suivra une direction identique à celle de la 1re série. Par conséquent, elle apparaît d'abord sur les bourrelets folliculaires des ébauches initiales de la 1re série pour progresser ensuite de part et d'autre de cette zone centrale. A la fin du 5e stade, tous les bourrelets de la 1re série (et uniquement ceux-là) portent des ébauches de la 3e série.

Vers le terme du développement embryonnaire, un phénomène particulier amènera *l'enfoncement des bulbes pennigères de la 2e et de la 3e série.* Cette disparition est due au retrait des ébauches, car sur les coupes histologiques, on aperçoit nettement, sous la surface de l'épiderme, les ébauches des *2e* et *3e* séries disparues. L'explication de ce phénomène n'est pas encore découverte et, pour le moment, nous laissons la question en suspens.

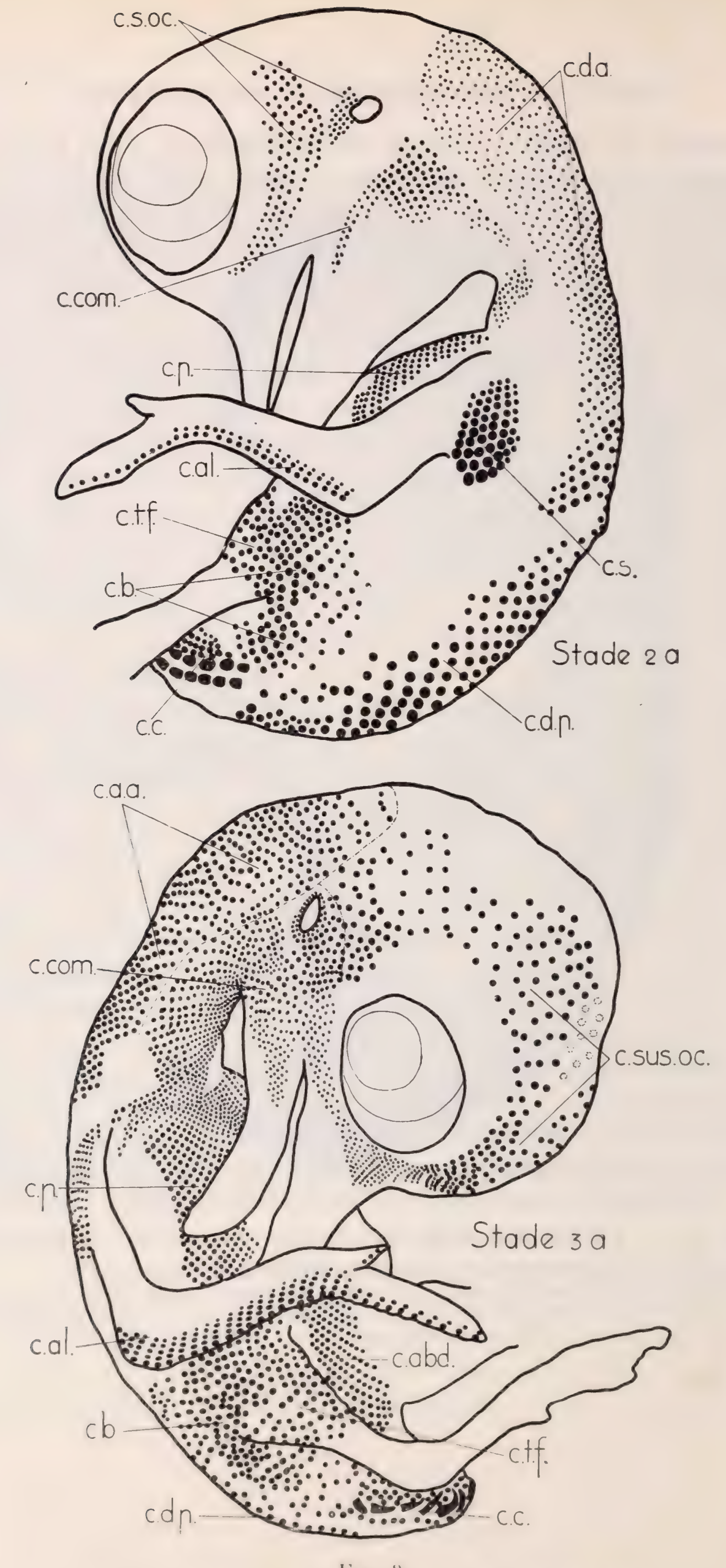
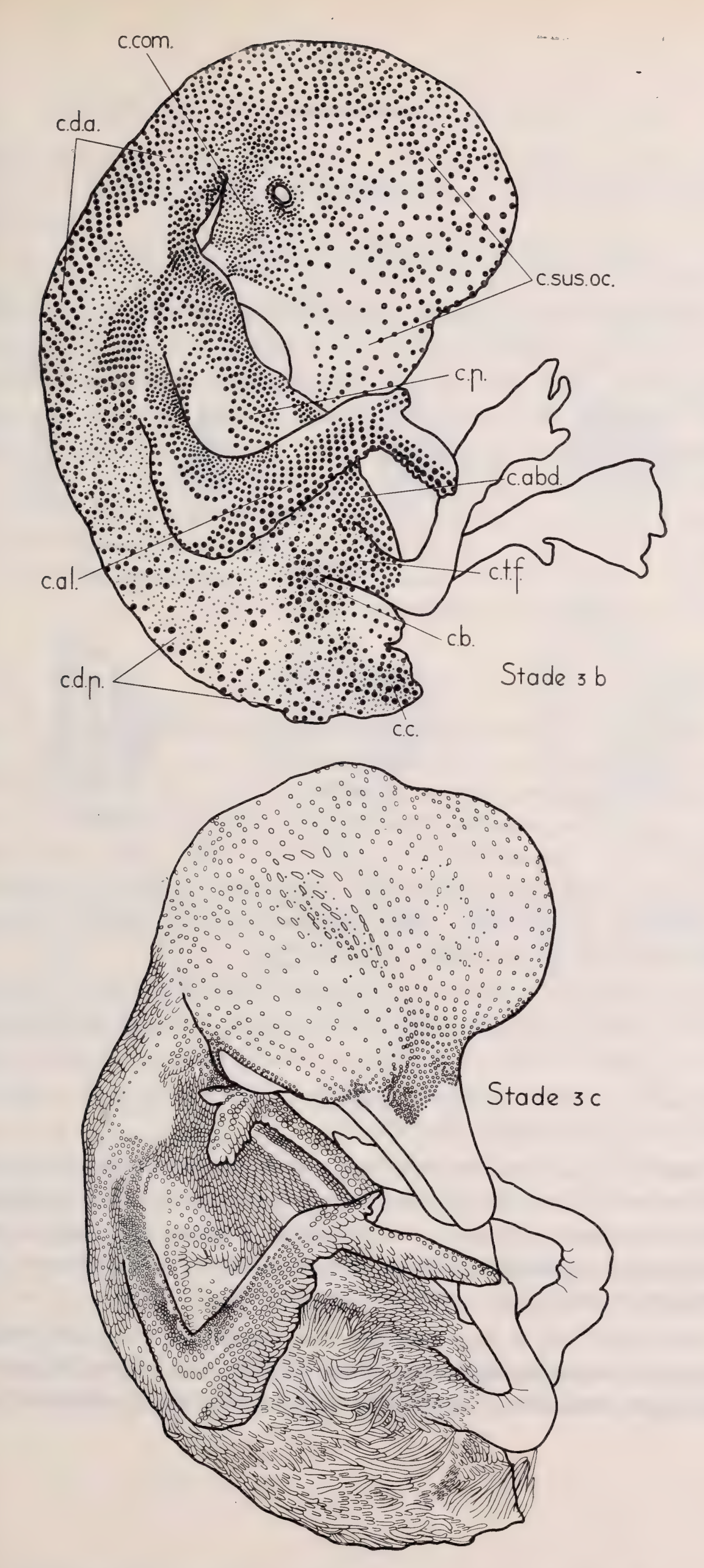


Fig. 3.

Dessins généraux de la ptérylose, stades 2 a, 3 a, 3 b, 3 c.



Pour le stade 3 *c*, seules les ébauches de la 1re série ont été dessinées en projection verticale; les autres ont été légèrement schématisées.

CHAPITRE II

LE DÉVELOPPEMENT DES CENTRES

Ce chapitre sera consacré à la description détaillée du processus de la ptérylose dans chacun des centres, suivant leur ordre d'apparition. C'est ainsi que je déterminerai la marche progressive, l'extension des centres aux régions voisines; en outre, je considérerai à l'intérieur de chaque centre le mode de croissance des bulbes pennigères. Quant aux ébauches représentées dans les figures de ce chapitre, elles ont été dessinées en général selon leur contour basal (les exceptions seront spécialement mentionnées). La fig. 3 montre le processus général du développement de la ptérylose à travers les stades 2 *a*, 3 *a*, 3 *b* et 3 *c*.

Centre caudal.

Stade 1 a: Les premières ébauches bien déterminées apparaissent vers le douzième jour d'incubation sous la forme de deux rangées de bulbes pennigères placées de part et d'autre de l'arête latérale du croupion. La première, du côté ventral, comprend six ébauches (protubérances précoces); la deuxième, du côté dorsal, comprend cinq petites saillies très faiblement marquées (fig. 4 A). Il convient de signaler, à l'extrême pointe postérieure, une saillie médiane paraissant faire le pont entre les deux c.c.

Stade 1 b: Les ébauches caudales du croupion sont en partie mieux accusées que celles de la partie céphalique du centre (fig. 4 B). Le rang dorsal compte maintenant six saillies (protubérances précoces). Sur la face ventrale, quelques bulbes nouveaux à peine ébauchés (Anlagenleiste de Gerber).

Stade 2 a: Le centre s'est tout particulièrement développé du côté ventral. Il compte les deux rangées principales déjà signalées (protubérances avancées) de six ébauches chacune, puis cinq autres rangées dont les bulbes pennigères se rapetissent à mesure que l'on se rapproche de la ligne médiane ventrale (fig. 4 C).

Stade 2 b: Sur la face ventrale, on compte six rangs de quatre (cloaque) à sept ébauches (du côté de l'arête). Les bulbes les mieux développés sont ceux signalés tout au début de l'apparition du

centre (papilles précoces). Le c.c. est encore distinct du c.abd. Quelques petites saillies se présentent sur le bourrelet cloacal (fig. 4 D).

Stade 3 a : La première série a atteint sa pleine extension ; en effet, toute la surface caudale, à part un petit espace nu autour de

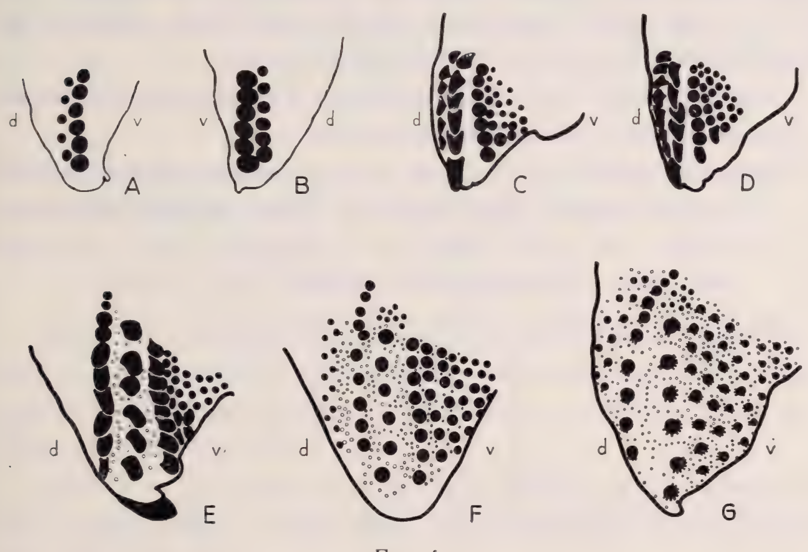


Fig. 4.

Développement du centre caudal. Comme dans toutes les figures suivantes, la 1re série est représentée par des taches noires ; la 2e série, par de petites circonférences ; la 3e série, par de petits tirets placés sur le pourtour des bourrelets de la 1re série. A) stade 1 *a* ; B) stade 1 *b* ; C) stade 2 *a* ; D) stade 2 *b* ; E) stade 3 *a* ; F) stade 3 *b* ; dès ce stade, les ébauches de la 1re série ont été enlevées au moyen de la pincette ; G) stade 5 *a*, d = côté dorsal ; v = côté ventral. Les figures partielles A, B, C, D, E, montrent les ébauches en projection verticale. (Agr. env. 4 ×.)

la glande uropygienne, est occupée par les ébauches de cette série. Les deux rangées principales sont les plus marquées (papilles avancées). La rangée dorsale principale compte jusqu'à dix ébauches, alors que les autres n'en ont que de deux à huit. Le c.c. est presque uniquement concentré du côté ventral. Pour la première fois, on peut constater la présence de la 2e série, apparaissant entre les bulbes des deux rangs principaux, donc sur l'arête elle-même (fig. 4 E).

Stade 3 b : Tout le pourtour de la glande uropygienne est entouré d'un rang de protubérances. La 2e série est nettement visible, en

particulier en dessous et en dessus des ébauches des rangées principales ainsi que l'indique la figure 4 F. A ce stade de développement, toute la surface du cloaque est recouverte de protubérances précoces. La partie basale des ébauches de la 1re série s'enfonce dans le derme, et lorsqu'on enlève les praepennae, l'emplacement reste marqué par une petite cavité entourée d'un bourrelet circulaire et c'est précisément entre ces bourrelets que croissent les ébauches de la 2e série (protubérances précoces).

Stade 3 c: La 1re série étant parvenue à sa complète extension, le c.c. se compose des rangées suivantes:

sur le côté dorsal: 1-2 rangées de 6-7 protubérances avancées, puis une rangée principale de 10 bulbes (papilles précoces):
sur l'arête: une seule rangée de 6 ébauches (stade filiforme long), puis quelques petites ébauches vers l'avant;

sur la face ventrale: 1 ligne de 8 bulbes,
1 » » 7 »
1 » » 7 »
1 » » 6 »
1 » » 5 »
1 » » 4 »
1 » » 2 »

Stade 3 d: Les trois premiers bourrelets caudaux de l'arête commencent à s'agrandir et semblent préparer le terrain pour la 3e série. La 2e série (protubérances avancées) a envahi la surface ventrale.

Stade 4 a: La 2e série a atteint son extension maximale. Autour de chacun des bourrelets folliculaires de l'arête, on compte jusqu'à onze et douze ébauches de la 2e série (papilles précoces). La 3e série, à peine signalée au stade 3 *d*, n'atteint point encore le stade de protubérances précoces. Le bourrelet médian mentionné au stade 1 *a* n'a subi aucune augmentation, il ne s'agit donc point d'un bulbe pennigère.

Stade 5 a: Ce n'est qu'à partir de ce stade que l'on peut vraiment parler de protubérances précoces de la 3e série, on la rencontre en effet déjà dans le centre tout entier. Sur les lignes dorsales, elle est placée du côté caudal du bourrelet; sur l'arête elle-même, presque exclusivement du côté ventral du bourrelet et dans les

lignes ventrales, de part et d'autre du bourrelet (fig. 4 G). La 3e série a aussi envahi les bourrelets du cloaque et ce, sur toute la surface circulaire de celui-ci.

Stade 5 c: La 2e série, à quelques exceptions près, a disparu de la surface du tégument, il s'agit là du phénomène de l'enfoncement déjà signalé par Gerber. Il est assez remarquable de constater qu'à ce stade la 3e série est plus nettement visible que la 2e. En effet, cette 3e série s'est multipliée et, sur certains bourrelets, on peut compter de cinq à dix ébauches de la 3e série.

Stade 5 g: Au terme de l'incubation, le c.c. est caractérisé par l'enfoncement complet de la 2e et de la 3e série, alors que la 1re, ayant continué de grandir, atteint le stade filiforme très long.

Centre du bassin.

Stade 1 a: Au début de sa formation (12e-13e jour), ce centre ne compte que trois rangs de quatre à cinq ébauches sans relief remarquable et dont l'emplacement n'est indiqué que par une teinte plus claire du tégument (fig. 5 *a*).

Stade 1 b: Au cours de cette brève période, le c.b. a subi une forte augmentation dans le sens antéro-postérieur (protubérances précoces) (fig. 5 *b*).

Stade 2 a: Le centre s'est surtout étendu en direction caudale: il compte de six à sept rangées longitudinales plus ou moins régulières avec chacune de neuf à dix ébauches, et en outre un certain nombre d'ébauches disséminées et plus ou moins régulièrement ordonnées, surtout en direction caudale. Les ébauches les plus marquantes se trouvent dans la section postérieure (protubérances avancées), (fig. 5 *c*).

Stade 2 b: Le contact entre le c.b., le c.t.f. et le c.d.p. est établi. Les bulbes pennigères les mieux développés (toujours dans la partie postérieure) sont des papilles avancées. Autour des grandes ébauches du c.b., on en remarque un certain nombre d'autres beaucoup plus petites, n'atteignant pas même le stade de protubérances. Comme on le montrera par la suite, il s'agit de petites saillies de la 2e série à peine ébauchée, dont le développement est plus rapide que celui de la 2e série de la plupart des centres. La disposition plus ou moins régulière de nombreuses ébauches chez 2 *a*

manque chez 2 *b*, et c'est là une petite différence, comme je le suppose, résultant du fait qu'il s'agit de deux embryons des sous-espèces différentes *antarctica* et *maccormicki.*

Stade 3 a: On constate 8 rangées principales en longueur et 14-15 lignes transversales peu régulières. Les petites saillies, signalées au stade 2 *b*, qui se rencontrent en particulier en dehors de la zone des lignes principales, ont nettement atteint le stade de protu-

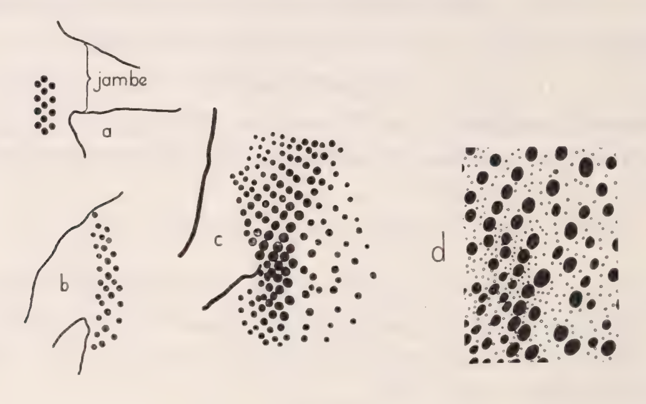


Fig. 5.

Principaux stades du développement de la ptérylose dans le c.b. *a*) stade 1 *a*, les ébauches initiales en quinconce (agr. env. 3 ×); *b*) stade 1 *b* (agr. env. 3 ×); *c*) stade 2 *a*, une partie des ébauches de l'avant ne sont pas représentées, parce que placées sous l'aile (agr. env. 5 ×); *d*) stade 4 *a*, les praepennae ont toutes été enlevées pour permettre l'observation exacte de la position de la 2e série représentée par les points (agr. env. 3 ×).

bérances précoces, alors que les bulbes de la 1re série atteignent dans leur grande majorité le stade papillaire précoce. Par la suite, il sera facile de distinguer quelles sont les ébauches appartenant à la 1re ou à la 2e série (même si elles semblent atteindre parfois la même longueur), car celles de la 2e série conservent toujours un diamètre plus petit à la base.

Stade 3 b: La répartition des praepennae est encore devenue plus irrégulière, à tel point que le c.b. doit être rangé parmi les centres où la disposition géométrique initiale des ébauches est la plus méconnaissable.

Les bulbes pennigères de la 1re série sont particulièrement compacts dans le voisinage de l'insertion postérieure des pattes. Quant à la 2e série, il faut dès maintenant attirer l'attention sur le fait qu'elle ne se développe pas d'une manière uniforme. En effet, le

plus grand nombre d'ébauches de cette 2e série apparaissent plus tardivement et ne grandissent pas aussi rapidement que d'autres. Ceux-ci, moins nombreux, s'allongeront donc plus activement que ceux-là, de telle sorte qu'à première vue, on croit avoir à faire à des bulbes pennigères de la 1re série. Au cours des descriptions suivantes, sous le terme: *type a de la 2e série*, j'entendrai précisément les ébauches plumeuses de la 2e série qui apparaissent plus précocement et dont la croissance est plus rapide que celles qui prennent naissance un peu plus tard: ces dernières seront dénommées: *type b de la 2e série* (ces 2 types de la 2e série correspondent à ceux signalés par Gerber).

Généralement, les types *a* et *b* occuperont par rapport aux ébauches de la 1re série une position plus ou moins déterminée dont la fig. 7 donne un exemple pour le c.d.p.

Stade 3 c: La transition entre le c.b. et les centres voisins: c.d.p., c.d.a., c.s. et c.t.f. est continue. Il n'est donc plus possible de le délimiter d'une manière rigoureuse, mais le c.b. s'étendra approximativement à la région du tégument où le type *a* est plus particulièrement nombreux. La 2e série *b* (protubérances précoces) est maintenant spécialement représentée dans la région initiale, là où les ébauches de la 1re série sont moins espacées. Là où il y a des ébauches du type *a*, le type *b* est beaucoup plus rare (protubérances précoces), comme si l'épiderme n'était pas encore suffisamment préparé pour permettre la pleine extension de la 2e série.

Stade 3 d: Les bulbes pennigères du type *b* n'ont pas encore atteint la même longueur que ceux du type *a*. Les praepennae (stade filiforme avancé) ont recouvert toute la petite surface comprise entre le c.b. et le c.t.f. de telle sorte que, pour l'observation détaillée de cette région, je suis obligé, dès ce stade, d'enlever toutes les ébauches de la 1re série.

Stade 4 a: Bien que les ébauches du type *a* aient rapidement grandi (papilles précoces), elles n'ont point encore rejoint celles de la 1re série (stade filiforme long). Malgré cette différence entre la 1re série et le type *a*, le type *b* se développe aussi bien entre les bulbe de la 1re série que ceux du type *a*; celui-là est au stade de protubérances avancées. Le c.b. en général s'est surtout développé dans le sens longitudinal et en direction caudale (fig. 5 *d*; dans cette figure, les deux types de la 2e série ne sont pas différents).

Stade 5 a: A partir de ce stade, il est impossible de délimiter exactement ce qui appartient au c.b. et au c.t.f., parce que la différence de grandeur des praepennae, constatée aux stades précédents, a disparu. La seule caractéristique du c.b. est que l'espace disponible entre les ébauches de la 1re série y est plus étroit que dans le c.t.f. Par contre, dès maintenant, il sera à nouveau aisé de déterminer quels sont les bourrelets folliculaires appartenant à la 1re série et ceux appartenant à la 2e série *a*. En effet, ce n'est que sur les bourrelets de la 1re série qu'apparaissent les ébauches de la 3e série, tandis qu'on n'en rencontrera jamais sur ceux du type *a* ou *b*.

Stade 5 c: La constatation faite précédemment, que seuls les bourrelets de la 1re série portent des ébauches de la 3e série, se vérifie parfaitement. Le type *a*, parvenu au stade filiforme long, ne manifeste aucune tendance à s'enfoncer, il en est de même du type *b* (papilles avancées).

Stade 5 g: Au terme de l'incubation, l'observation signalée pour le c.c. de l'enfoncement de la 2e série ne se réalise point pour le c.b.; seule la 3e a disparu.

Centre dorsal postérieur.

Stade 1 a: Seule, une rangée de six ébauches pennigères s'étire sur la ligne dorsale médiane à l'arrière de l'embryon sans toutefois continuer jusqu'à l'extrême pointe de la queue. Cette disposition autorise à admettre que la formation de ce centre, au moins pour la partie postérieure, est impaire (fig. 6 *a*).

Stade 1 b: Le centre a progressé en direction céphalique. Il compte maintenant 4-5 lignes longitudinales dont la partie antérieure se sépare en deux branches (fig. 6 *b*), laissant la ligne médiane à nu. Les ébauches ont la tendance à se disposer en quinconce. L'étroite zone antérieure, dépourvue de bulbes pennigères, sera dénommée pseudo-aptérie dorsale; plus tard, elle sera envahie par la 2e série et ne méritera donc pas exactement la dénomination d'«aptérie», au sens que l'on donne à ce terme dans la plupart des descriptions de la ptérylose postembryonnaire.

Stade 2 a: Entre temps, ce centre s'est fortement augmenté, de telle sorte qu'il est entré en contact avec le c.d.a. dans sa section céphalique et avec le c.b. dans les zones latérales. Chaque branche

symétrique de l'avant compte environ une douzaine de rangées obliques (protubérances avancées) (fig. 6 *c*).

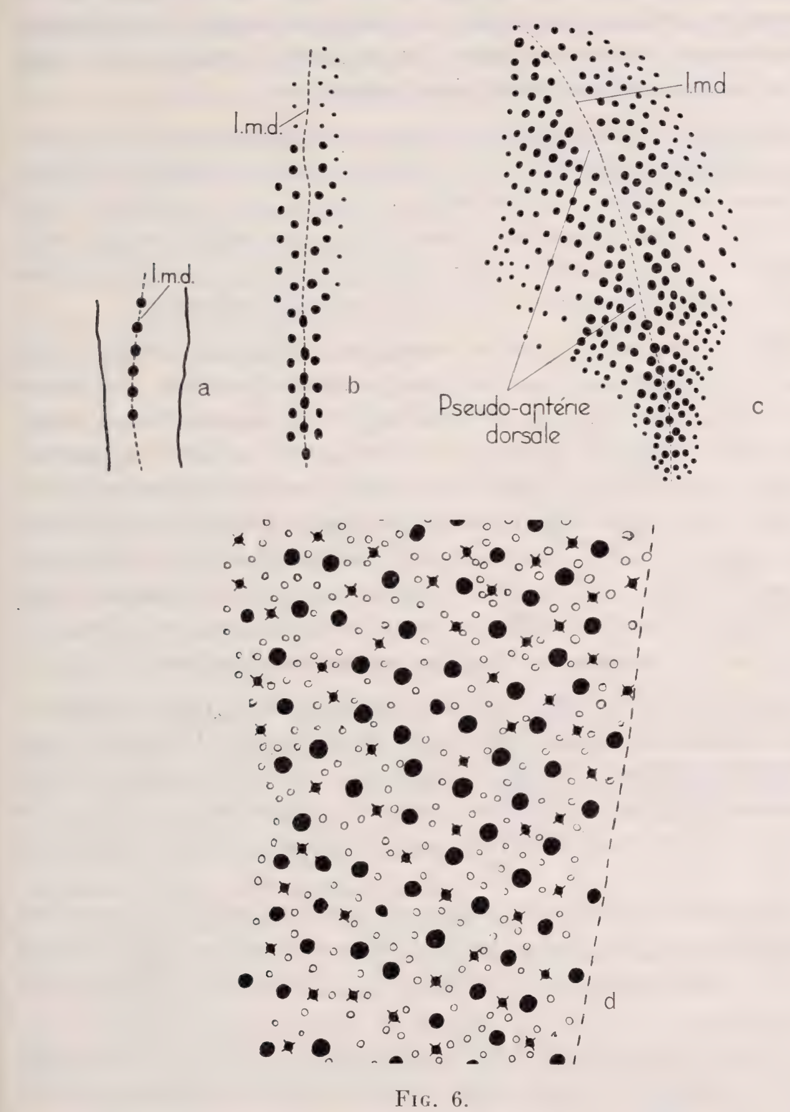


Fig. 6.

Développement du c.d.p. *a*) stade 1 *a*, les premières ébauches ; la ligne médiane dorsale pointillée (agr. env. 4 ×) ; *b*) stade 1 *b*, vers l'avant, la pseudo-aptérie dorsale devient visible (agr. env. 4 ×) ; *c*) stade 2 *a*, les bulbes pennigères sont spécialement concentrés dans la partie caudale (agr. env. 3 ×) ; *d*) stade 3 *b*, section de la partie gauche du c.d.p. La position du type *a* de la 2[e] série entre les rangées des praepennae est à remarquer (agr. env. 6 ×). Pour l'explication des signes voir fig. 7.

Stade 2 b: Les ébauches les mieux développées (papilles précoces) se trouvent dans la région caudale. La pseudo-aptérie dorsale qui se continue jusque dans le c.d.a., est encore complètement dépourvue de bulbes plumeux. Sur les côtés postérieurs, le c.d.p. est en contact avec la ligne principale du c.c.

Stade 3 a: Le c.d.p. et le c.s. sont en communication. Par conséquent, la liaison entre le c.d.p. et les centres voisins est réalisée au moins en partie; en particulier, le c.d.p. est en contact étroit avec le c.b. Dans la pseudo-aptérie dorsale, de petites saillies apparaissent. Les ébauches les mieux développées se trouvent toujours dans la partie postérieure du centre (papilles avancées).

Stade 3 b: De la glande uropygienne jusqu'au début de la pseudo-aptérie dorsale, sur la ligne médiane elle-même, on compte sept bulbes pennigères de 1re série (fig. 6 *d*). A partir de ce stade, déterminer les limites du c.d.p. et des autres centres en général, devient très difficile, sinon impossible, car les ébauches de la 2e série s'étendent régulièrement et sans différence de grandeur d'un centre à l'autre. Dans le c.d.p. comme dans le c.b. on trouve quelques ébauches du type *a* (papilles précoces et avancées) alors que le type *b* est au stade de protubérances précoces. Mais ici, le type *a* est beaucoup moins bien représenté que dans le c.b.

Stade 3 c: Dès ce stade, on distingue facilement, dans la pseudo-aptérie dorsale, les deux types *a* et *b* de la 2e série; le type *a* en est au stade papillaire précoce; le type *b*, au stade de protubérances précoces. De plus, un certain nombre d'ébauches du type *a* se trouvent à l'intérieur et surtout à la périphérie du c.b. (planche I, fig. 1).

Comme la 2e série s'est étendue à toute la surface, il convient de signaler que, à ce stade, les protubérances précoces et avancées de la 1re série, comparées à celles de la 2e série, sont plus grosses à la base.

D'autre part, il semble que le type *a* de la 2e série occupe une position presque toujours plus ou moins identique par rapport à la 1re série (fig. 7).

Stade 3 d: Les sept ébauches initiales, placées sur la ligne médiane, sont les praepennae les plus fortes (stade filiforme avancé). Immédiatement au-dessus de la glande uropygienne, on remarque une petite zone d'environ vingt papilles avancées, qui se révéle-

ront de la 1re série à croissance plus lente. Dans la pseudo-aptérie dorsale, envahie complètement par la 2e série, les quelques ébauches du type *a* atteignent le stade de papilles avancées et sont donc faciles à distinguer de celles du type *b*, beaucoup plus nombreuses, qui sont au stade de protubérances avancées.

Stade 4 a: Le nombre total des praepennae du c.d.p. en entier s'élève à environ 360. En moyenne, on compte de 3-4 ébauches de la 2e série pour une praepenna. La 2e série est sans changement; j'ai renoncé à représenter les deux types *a* et *b* de manière distincte, parce que les ébauches des deux types ont dû être enlevées pour une observation exacte du centre, et comme tous les deux ne se distinguent que par leur longueur, il est impossible de représenter leur position respective. Quelques petites saillies de la 3e série sont faiblement ébauchées sur les bourrelets de quelques praepennae.

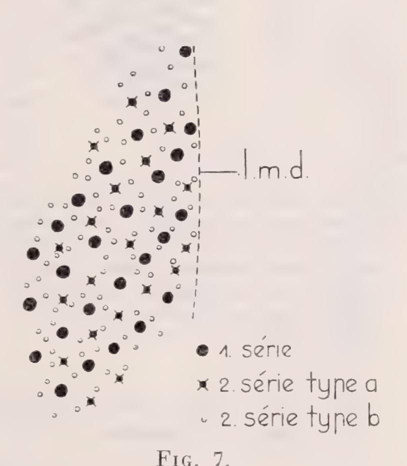


FIG. 7.

Partie du c.d.p. (stade 3 *c*), indiquant la position respective des deux types de la 2e série par rapport aux ébauches de la première (agr. env. 6 ×). l.m.d. = ligne médiane dorsale.

Stade 5 a: La 1re série est au stade filiforme avancé très allongé. Les praeplumae (stade filiforme à peine précoce) du type *a* n'ont pas encore atteint le même développement que les praepennae.

Ce stade marque le véritable début de la 3e série. D'ordinaire, sur chaque bourrelet, on compte de 2-4 ébauches de praefiloplumae. Quelle est la position de cette 3e série ? Les protubérances avancées de la 3e série sont, d'ordinaire, placées sur le côté faisant face à la ligne médiane. Sur cette ligne elle-même, les ébauches de la 3e série sont placées de chaque côté des bourrelets, sauf dans la région antérieure où la 3e série est placée du côté céphalique des bourrelets relativement petits de la 1re série (fig. 8 et 9). Il sera possible, grâce à la présence de cette série, de déterminer pour ce c.d.p. comme pour la plupart des autres centres, l'axe de symétrie dont j'expose la nature dans le chapitre III.

Stade 5 c : Le type *b* est parvenu au stade papillaire précoce. A part ce dernier changement, le stade 5 *c* est identique à 5 *a*.



Fig. 8.

Partie caudale du c.d.p. (stade 5 *a*) montrant la position de la 3e série sur les bourrelets de la première. La ligne médiane dorsale (l.m.d.) est en même temps l'axe de symétrie pour la distribution de la 3e série (agr. env. 3-4 ×).

Stade 5 g : La 3e série a disparu de la surface du tégument (phénomène de l'enfoncement). A la base de quelques bourrelets, on remarque encore une petite tache blanchâtre plus ou moins transparente, indiquant la position actuelle de la 3e série dans la profondeur de la peau. La 1re série (stade filiforme très long) a été rejointe par le type *a*, mais le diamètre des ébauches de ce type est de moitié moindre que celle de la 1re série. En outre, comme pour le c.b., on n'observe aucun enfoncement de la 2e série, ce que nous indiquent très nettement les coupes histologiques réalisées pour ce centre.

Centre dorsal antérieur.

Stade 1 a : Le début de la formation du c.d.a., placé exactement entre les insertions des ailes, est nettement symétrique par rapport à la ligne médiane dorsale (fig. 10 *a*). Chaque moitié du centre est caractérisée par trois rangs longitudinaux d'ébauches et comprend tout d'abord une rangée de 9, une 2e rangée de 10-11, puis une 3e rangée de 7-8 ébauches. D'autre part, un certain nombre de saillies à peine visibles se présentent à la périphérie. Comme dans le c.d.p. on observe la disposition initiale, plus ou moins en quinconce, des ébauches plumeuses.

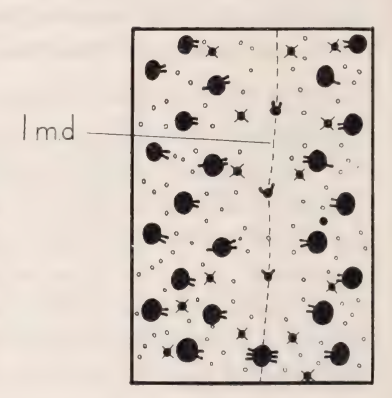


Fig. 9.

Partie antérieure du c.d.p. (stade 5 *a*) montrant la petitesse relative du diamètre des bourrelets de la 1re série le long de la ligne médiane (agr. env. 5 ×).

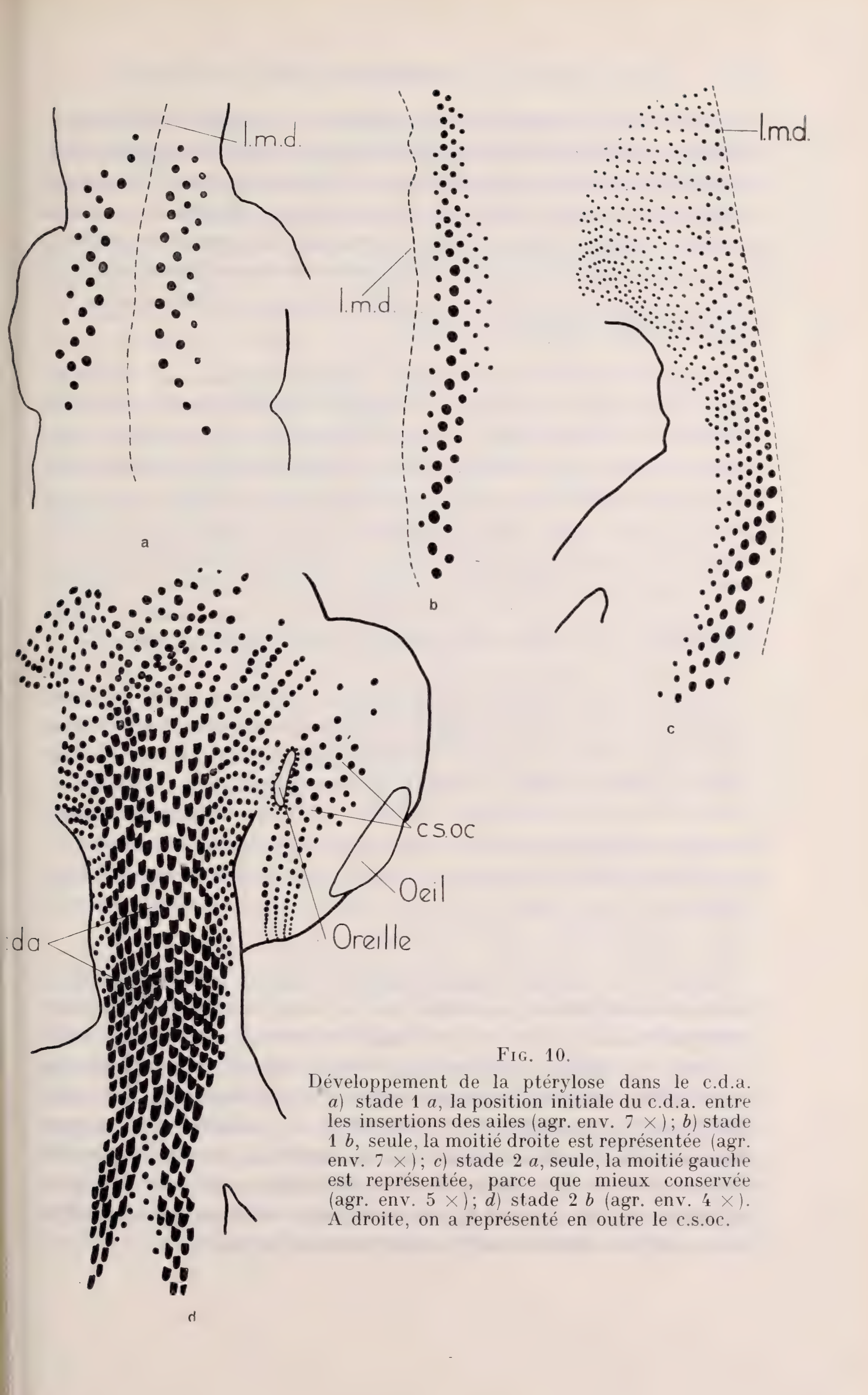


Fig. 10.

Développement de la ptérylose dans le c.d.a. *a*) stade 1 *a*, la position initiale du c.d.a. entre les insertions des ailes (agr. env. 7 ×); *b*) stade 1 *b*, seule, la moitié droite est représentée (agr. env. 7 ×); *c*) stade 2 *a*, seule, la moitié gauche est représentée, parce que mieux conservée (agr. env. 5 ×); *d*) stade 2 *b* (agr. env. 4 ×). A droite, on a représenté en outre le c.s.oc.

Stade 1 b: L'extension de ce centre est surtout prononcée en direction céphalique; une ligne d'ébauches s'est développée entre la première rangée longitudinale et la ligne médiane. Le centre compte donc quatre rangs de protubérances précoces, en outre quelques ébauches se sont développées du côté latéral (fig. 10 *b*). La pseudo-aptérie dorsale mentionnée ci-dessus pour le c.d.p. (encore totalement dépourvue d'ébauches) se continue entre les deux branches latérales du c.d.a.

Stade 2 a: Cette pseudo-aptérie dorsale subsiste au cours de ce stade et se prolonge jusqu'à la nuque bien au-dessus de l'insertion antérieure de l'aile. Dans la partie postérieure, la disposition des bulbes plumeux est nettement en lignes parallèles et, ici, les ébauches sont en partie beaucoup plus grandes que dans la région antérieure (fig. 10 *c*). Une importante progression s'est réalisée en direction céphalique, tandis que l'extension en direction caudale est presque sans changement. Mais, dans la région antérieure, il y a de plus un fort accroissement en direction latérale, alors que dans la partie postérieure, on ne peut observer que six rangées longitudinales.

Stade 2 b: Le c.d.a. est relié au c.d.p. (la limite entre les deux centres ne peut plus se distinguer que par les grandeurs différentes de leurs ébauches). La pseudo-aptérie dorsale est toujours visible, mais un certain nombre de protubérances précoces y apparaissent surtout dans la partie antérieure (fig. 10 *d*). Les bulbes les mieux accusés (papilles précoces) se rencontrent dans les premières rangées signalées. Entre les ailes, on compte de dix à onze lignes longitudinales. Vers l'avant, le c.d.a. dépasse les ouvertures auriculaires, sans toutefois entrer en contact avec le c.v.

Stade 3 a: L'étroite pseudo-aptérie dorsale porte un groupe d'ébauches faiblement accusées de la 2e série, tandis que le centre proprement dit est occupé par des bulbes pennigères de la 1re série au stade de papilles précoces. La 2e série n'est encore que fort peu représentée, comme si l'espace entre les papilles de la 1re série était, pour le moment, trop restreint. Le nombre des rangées placées dans le sens longitudinal, se monte à plus ou moins 16 à la hauteur de l'insertion de l'aile et à plus ou moins 25 dans la région du cou. Le c.d.a. est faiblement entré en contact avec le c.v., surtout dans la partie supérieure de la nuque.

Stade 3 b: Toute la pseudo-aptérie dorsale est envahie par la 2e série (protubérances précoces). Désormais, le c.d.a. se distingue du c.d.p. du fait que nous n'y trouvons point (ou uniquement en petit nombre) les deux types de la 2e série. Celle-ci n'a pas encore progressé jusqu'à l'extrémité céphalique du centre, mais elle s'arrête en dessous du niveau de l'oreille.

Stade 3 c: De l'extrémité postérieure du centre jusqu'à la hauteur de l'oreille, on compte plus de 40 lignes obliques plus ou moins régulières de la 1re série. La croissance des ébauches la plus accentuée (stade filiforme avancé) se rencontre dans la zone caudale du c.d.a. La zone antérieure entre parfaitement en contact avec le centre partiel sous-oculaire du centre du vertex, tandis que, sur les bords supérieurs de la nuque, une liaison est à peine réalisée avec le centre sus-oculaire. En outre, le c.d.a. est en contact avec la partie antérieure du c.p. et surtout avec le c.s. La figure 11 montre les relations entre la partie antérieure du c.d.a. et les c.s.oc., c.sus.oc., c.p.

La 2e série s'est étendue à tout le centre, seule une petite région céphalique en est encore dépourvue. En comparaison avec celui des ébauches de la 1re série, le nombre des bulbes de la 2e série est moins grand que dans le c.d.p. et ceci, comme je le constaterai dans d'autres centres, semble tenir à ce que les ébauches de la 1re série sont moins espacées les unes des autres (2e série: protubérances précoces).

Désormais, le c.d.a. et le c.s. sont reliés sur toute leur longueur par 5-6 lignes intermédiaires de protubérances précoces de la 1re série à croissance plus lente que dans le centre proprement dit.

Stade 3 d: Les praepennae en sont au stade filiforme long. La pseudo-aptérie dorsale est complètement envahie par la 2e série (protubérances avancées). Sur cet embryon, il est assez aisé de distinguer la zone de contact entre le c.d.a. et le c.sus-oc. En effet, au passage entre les deux, les ébauches de la 1re série s'espacent beaucoup plus dans le c.v. et c'est précisément à cet endroit que s'arrête la progression de la 2e série (protubérances précoces). On trouve ici l'illustration d'une des conditions nécessaires à l'extension de la 2e série: *Même si les bulbes pennigères de la première série sont suffisamment espacés les uns des autres* (espace entre deux au moins égal au diamètre de la base d'un bulbe), *pour que la deuxième série*

puisse paraître, il faut en outre que la zone en question se trouve dans le voisinage immédiat d'une région déjà envahie par la deuxième série. Par conséquent, pour la plupart des centres, l'extension de la

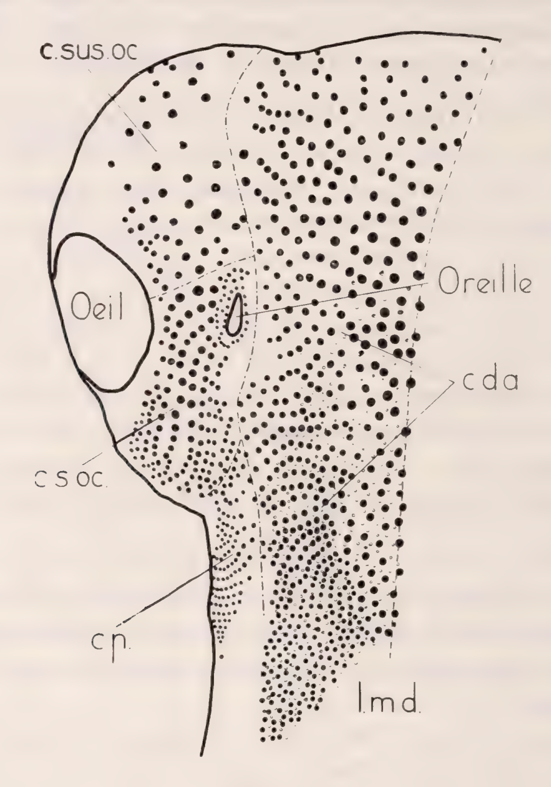


Fig. 11.
Partie antérieure du c.d.a. (stade 3 *c*) (agr. env. 4 ×). –.–.–.–.– = limite entre les divers centres indiqués.

2e série est continue, ne faisant pas de saut à l'intérieur du centre même.

La nuque est encore totalement dépourvue de 2e série, bien que les distances entre les ébauches de la 1re série soient au moins 3-5 fois plus considérables que dans le c.d.a. primitif.

Stade 4 a : Il est encore possible de fixer la limite entre le c.d.a. et le c.d.p., car seules, quelques lignes obliques (2-3) d'ébauches de la 2e série établissent la liaison entre ces deux centres. Dès ce stade, la 2e série a envahi le c.d.a. tout entier et, de là, a pénétré dans le

c.v. Cette 2e série a même envahi la petite surface (dépourvue jusqu'ici de toute ébauche de la 1re série) séparant le c.d.a. et la partie dorsale du c.s.oc. Il en est de même de la surface, libre au stade précédent, entre le c.d.p. et le c.p.

Stade 5 a: Dans la ligne médiane (où la pseudo-aptérie a disparu), les quelques bourrelets de la 1re série qui s'y trouvent, ayant

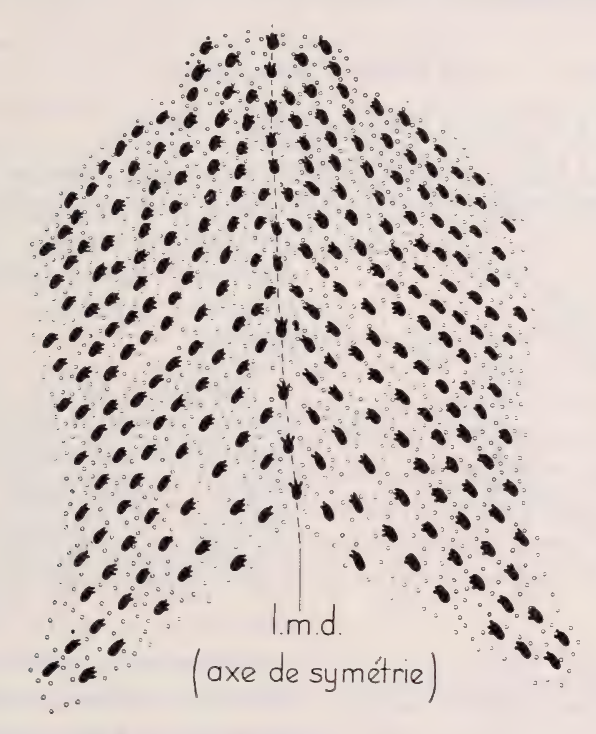


Fig. 12.
Position de la 3e série sur les bourrelets de la 1re série, dans une région du c.d.a. (stade 5 *a*; agr. env. 5 ×).

à peine atteint le stade papillaire avancé, portent déjà des ébauches de la 3e série du côté cranial. La 2e série forme des papilles précoces. Comme pour le c.d.p., grâce à la présence de la 3e série, il est possible de déterminer l'axe de symétrie de ce centre. En effet, les petites ébauches (protubérances) de la 3e série se concentrent sur la partie du bourrelet, face à la ligne médiane. Sur chaque bourrelet, on compte 2-3 ébauches de la 3e série (fig. 12).

Stade 5 c: La 2e série, qui n'a point dépassé le stade de papilles précoces, a tendance à s'enfoncer; en effet, la plupart des ébauches régressent par la base dans l'épiderme, en formant une petite excavation circulaire.

Stade 5 g: La 2e et la 3e série se sont enfoncées, alors que la 1re a continué de se développer et atteint le stade filiforme très long, au moment de l'éclosion.

Centre scapulaire.

Stade 1 a: Le c.s. n'est pas encore visible.

Stade 1 b: Ce centre n'apparaît qu'un jour après ceux dont la description précède. Pour le moment, il n'est représenté que par trois petites rangées d'ébauches faiblement accusées, placées vers l'insertion postérieure de l'aile (fig. 13).

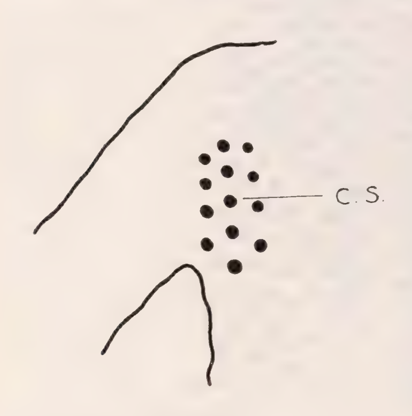


Fig. 13.
La ptérylose dans le c.s. (stade 1 *b*, zone initiale; agr. env. 7-8 ×).

Stade 2 a: Le c.s. s'est rapidement agrandi et occupe en particulier, sur une largeur de sept rangées longitudinales (10-11 ébauches par rangée), l'espace immédiatement contigu à l'insertion inférieure de l'aile. Dès maintenant, ce centre conservera la disposition géométrique des ébauches, une des plus régulières de toute la surface de l'embryon (stade de protubérances précoces). Il est encore complètement isolé (fig. 3 *a*).

Stade 2 b: (1re série: protubérances avancées). Le centre n'a pas tant progressé en largeur qu'en longueur: 8 lignes longitudinales (dans les plus longues: 15-16 ébauches chacune). Le centre dépasse considérablement l'insertion supérieure de l'aile qu'il n'atteignait pas encore au stade 2 *a*; il a progressé surtout en direction céphalique (planche I, fig. 2).

Stade 3 a: Le c.s. compte 8-9 rangées longitudinales avec 15-18 ébauches pour les plus longues. Les mieux développées occupent

toujours la partie caudale (protubérances avancées pour la plupart, et quelques-unes, papilles précoces). Le c.s. est un exemple caractéristique de la formation centrifuge. Un faible contact est établi avec le c.b.

Stade 3 b : Au total, le c.s. comprend 9 rangées longitudinales et 18-19 transversales. Dans la zone postérieure, les ébauches de la 1re série atteignent, pour la plupart, le stade papillaire avancé et même quelques-unes, le stade filiforme précoce. En ce moment, il est possible de trouver, dans le c.s., tous les stades caractéristiques du développement de la 1re série, de protubérances précoces à celui d'ébauches filiformes précoces. Entre le c.s. et le c.d.a., on remarque des ébauches de la 1re série tardive au stade de protubérances précoces. La 2e série est peu apparente dans la partie caudale. Dès ce stade, le c.s. est en contact avec le c.d.a., le c.p. et le c.al. (fig. 3 *b*).

Stade 3 c : Le nombre des ébauches tardives mentionnées ci-dessus a augmenté, les bulbes plumeux les plus avancés (stade filiforme) sont environ 140. En ce qui concerne la 2e série, il convient de noter la manière particulière dont elle occupe souvent l'espace libre losangé entre quatre ébauches de la 1re série. Cette disposition est analogue à celle que je décris ci-après dans le c.abd. (fig. 26). Mais tandis que, dans ce dernier, elle subsistera jusque dans les stades les plus avancés ; dans le c.s., cette disposition sera bientôt bouleversée.

Stade 3 d : Sans changement notable par rapport au précédent (stade filiforme avancé) : 19-20 ébauches par rangée longitudinale. La 2e série, partant de la zone postérieure, a envahi les deux tiers du centre. Dans la zone occupée par la 1re série tardive (papilles précoces), apparaissent de faibles ébauches de la 2e série qui progresse de l'arrière vers l'avant.

C'est par la marge inférieure et supérieure de l'aileron que le c.s. est en contact avec le c.al. Il n'est plus possible de distinguer la limite entre le c.s. et le c.p., les praepennae ayant, de part et d'autre, atteint le même développement.

Stade 4 a : Le centre compte environ 25 rangées transversales contre 9-10 longitudinales. (1re série : stade filiforme avancé.) La 2e série (protubérances avancées) a envahi le centre tout entier et

chacune des zones périphériques le reliant au c.p., au c.d.a., au c.b. et au c.al. (fig. 14).

Stade 5 a : L'extension de la 2e série est close (toujours au stade de protubérances avancées). C'est sur les surfaces voisines du c.s.

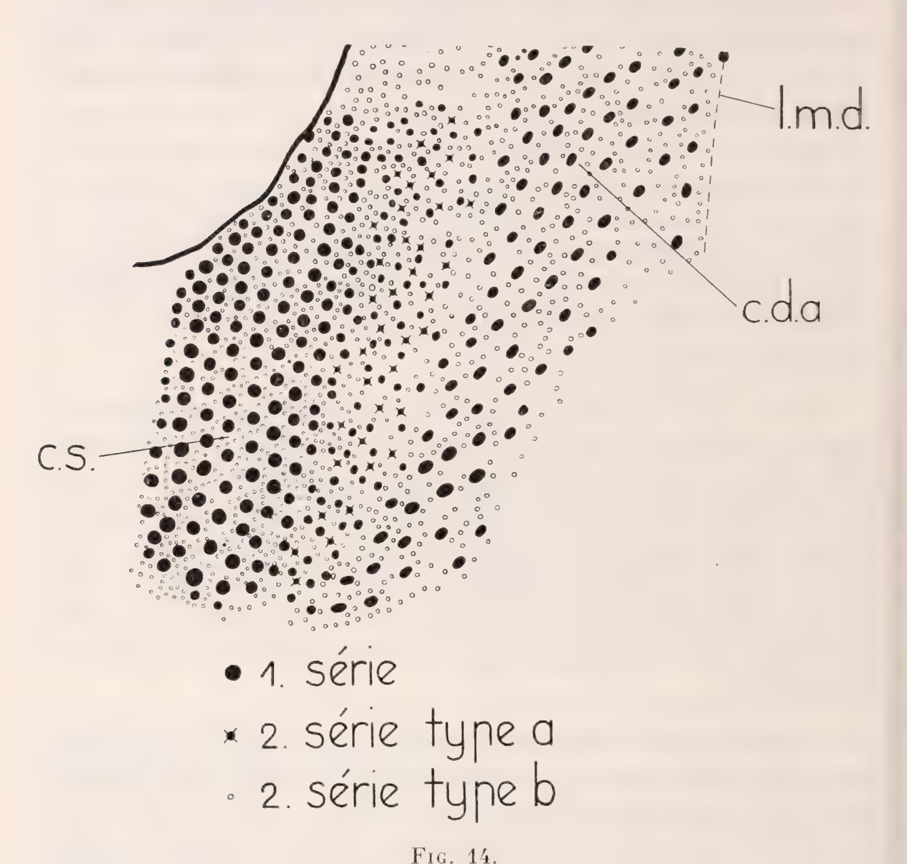


Fig. 14.
Parties principales du c.s. et transition vers le c.d.a. (stade 4 *a*; agr. env. 5 ×).

(mais n'en faisant point partie), du côté du c.d.a. et du c.b. que l'on observe le mieux la différence entre le type *a* et le type *b* de la 2e série. Dans la partie caudale du c.s., la 3e série assiège pour ainsi dire chaque bourrelet de la 1re série, souvent, sur chacun d'eux, au nombre de 8-9 ébauches (fig. 15), qui se disposent de part et d'autre des bulbes de la 1re série.

Stade 5 c: La 1re série continue de s'allonger (stade filiforme long): la 2e série de la zone postérieure en est au stade papillaire avancé; dans la zone antérieure, on trouve les stades de protubérances avancées et de papilles précoces. La 3e série atteint le stade de protubérances précoces. Là où la 2e série est la mieux développée et la plus nombreuse, elle marque une tendance à s'enfoncer.

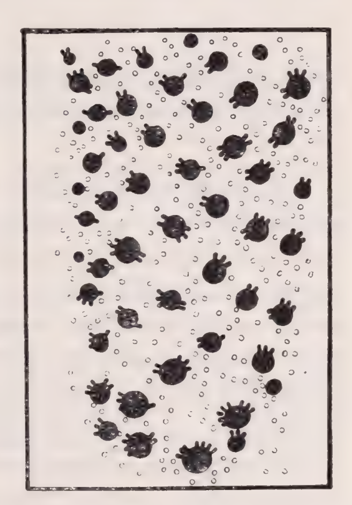


Fig. 15.
Position des bulbes pennigères de la 3e série (praefiloplumae) sur les bourrelets de la 1re série dans la région centrale du c.s. (stade 5 *a*; agr. env. 4 ×.)

Stade 5 g: La 2e série a totalement disparu de la surface, et quelques coupes histologiques indiquent sa position exacte sous l'épiderme. Quant à la 3e série, son retrait n'est pas aussi complet, car on l'observe encore sur quelques bourrelets de la zone antérieure, là où elle a grandi en dernier lieu; à l'éclosion, elle aussi, sera totalement enfoncée à l'intérieur du bourrelet.

Centre alaire.

Avant de décrire le développement détaillé de la ptérylose embryonnaire de l'aile, il est nécessaire de donner un exposé sommaire d'un phénomène particulier touchant surtout à la disposition des grandes pennes ou rémiges de l'avant-bras chez l'adulte.

Parmi les pennes alaires, on distingue les r é m i g e s (« rectrices ») et les t e c t r i c e s . Les rémiges, à leur tour, suivant leur position sur la main ou sur l'avant-bras, sont appelées les unes: rémiges primaires (pennae primariae sur la main) et rémiges secondaires (pennae secundariae sur l'avant-bras). Les tectrices, de leur côté, ont reçu les dénominations suivantes (voir fig. 17 *a*):

1) tectrices m a j e u r e s supérieures et inférieures: tectrices les plus proches des rémiges: « tectrices majores ».

2) tectrices médianes supérieures et inférieures: tectrices placées sur la 2e rangée au-dessus ou au-dessous des rémiges « tectrices mediae ».

3) tectrices mineures sur une ou plusieurs rangées.

4) tectrices marginales supérieures et inférieures: celles du bord antérieur de l'aile.

Les tectrices majeures supérieures, considérées dans leur ensemble, forment une rangée longitudinale. Il en est de même des tectrices moyennes et mineures qui formeront, elles aussi, une rangée longitudinale. Il est à peine besoin de signaler que, plus on s'écartera du bord postérieur de l'aile, plus aussi la grandeur des tectrices diminuera, et ceci, aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure de l'aile.

On peut, en outre, observer des rangs de pennes dont chacune fait partie d'une rangée horizontale différente; il s'agit des rangées transversales. Une de ces dernières unira, par conséquent, des pennes de grandeur plus ou moins diverse et comprendra toujours 2 tectrices majeures (supérieure et inférieure), 2 médianes (supérieure et inférieure), plusieurs tectrices mineures (supérieures et inférieures), une ou plusieurs marginales et enfin, normalement, une rémige.

Je dis normalement, car dans le cas des oiseaux diastataxiques, parmi les rangées transversales de l'avant-bras (comptées de l'articulation cubito-carpienne au coude), la 5e est précisément caractérisée par un vide, là où l'on s'attendrait à trouver la 5e rémige. Ce fait a déjà été observé par Gadow (1888) pour un certain nombre de familles et a reçu tout d'abord le nom d'aquintocubitalisme (Gerbe 1877, Wray 1887, Gadow), par opposition au quintocubitalisme.

Selon les anciens auteurs (Gerbe, Wray, Gadow), la 5e secondaire manquerait, parce que, prétendent-ils, elle a tout d'abord été réduite, puis éliminée. C'est le motif pour lequel ils admettaient que l'aquintocubitalisme était une formation plus poussée, une disposition secondaire.

Mais le fait que, nulle part et à aucun degré de développement, on ne trouve ni trace, ni rudiment de la 5e secondaire a incité Mitchell (1899) et Pycraft (1899) à rechercher une autre explica-

tion. De prime abord, ces auteurs admettent que la 5e secondaire ne fait point défaut comme telle, mais que la brèche, qui caractérise l'aquintocubitalisme, serait causée par un déplacement des ébauches.

1. *Hypothèse de* MITCHELL: Selon cet auteur, le quintocubitalisme, qu'il nomme eutaxie, serait un état secondaire dérivé de l'état primaire: « aquintocubitalisme » qu'il appelle d i a s t a t a x i e. Se basant sur les observations recueillies par l'étude de certaines formes intermédiaires (pigeons), il conclut que l'eutaxie est due à un rapprochement secondaire des plumes de l'avant-bras. Une idée semblable avait déjà été formulée par SEEBOHM (1895).

2. *Hypothèse de* PYCRAFT: D'après cet auteur, la disposition initiale des pennes alaires obéirait au type de l'eutaxie. Mais chez les oiseaux diastataxiques, les secondaires 1-4 seraient déplacées en direction caudale, c'est-à-dire vers le bord postérieur de l'aile, suivi d'un déplacement correspondant, non seulement des tectrices coordonnées à ces premières secondaires, mais aussi des tectrices qui tout d'abord sont coordonnées à la 5e secondaire. Ces déplacements causeraient une association subséquente de la 5e secondaire avec les tectrices reliées auparavant à la 6e secondaire. Par conséquent, la 5e rangée transversale serait dépourvue de sa rémige, fait qui provoque l'impression d'une brèche.

En conséquence de leur déplacement, les cinq premières tectrices de chaque rangée supérieure primaire se rapprocheraient ensuite des tectrices proximales de la rangée suivante en direction postérieure de l'aile. Ce rapprochement secondaire de tectrices, qui, primitivement, ont appartenu à des rangées horizontales différentes, devient de plus en plus net vers le bord antérieur de l'aile et, le plus souvent, dès la première ou deuxième ligne des minores, il s'ensuit un raccordement complet des cinq tectrices distales d'une rangée et des tectrices proximales de la rangée immédiatement postérieure.

3. *Hypothèse de* STEINER (1917): A la suite de ces auteurs, Steiner, se basant sur un certain nombre d'autres caractéristiques en corrélation avec la diastataxie, en particulier sur le fait qu'à la face supérieure, les cinq pennes distales de chaque rangée de l'avant-bras sont passablement plus grandes, tandis qu'à la face inférieure, les cinq plumes distales de chaque rangée de l'avant-bras, sont, par contre, plus petites que les pennes proximales, en arrive à la conclusion que *les cinq rangées transversales distales de la face supérieure se sont déplacées*, non pas de haut en bas, comme PYCRAFT l'admettait, mais *de bas en haut*, et à la face inférieure, de haut en bas. C'est à la suite de ces constatations que STEINER donne finalement l'explication suivante de la diastataxie:

« Die heutigen horizontalen Reihen gleichgearteter Federn setzen sich aus zwei Teilen zusammen, von denen jeder distale Teil ursprünglich mit dem proximalen Teil der nächstunteren Reihe eine zusammen-

gehörende Reihe bildete. Der Übergang von einer Reihe zur anderen findet gerade bei der diastataxischen Lücke statt, wobei die fünfte. resp. sechste Transversalreihe zwischen den ursprünglich zusammengehörenden Federn noch eine vermittelnde Stellung einnimmt, wodurch in ihr die Ausbildung einer Schwungfeder unterblieb, obwohl sie auch heute noch aus genau gleich vielen Elementen besteht, wie alle übrigen transversalen Reihen. » La valeur explicative de l'hypothèse de Steiner est incontestablement supérieure à celle des autres explications.

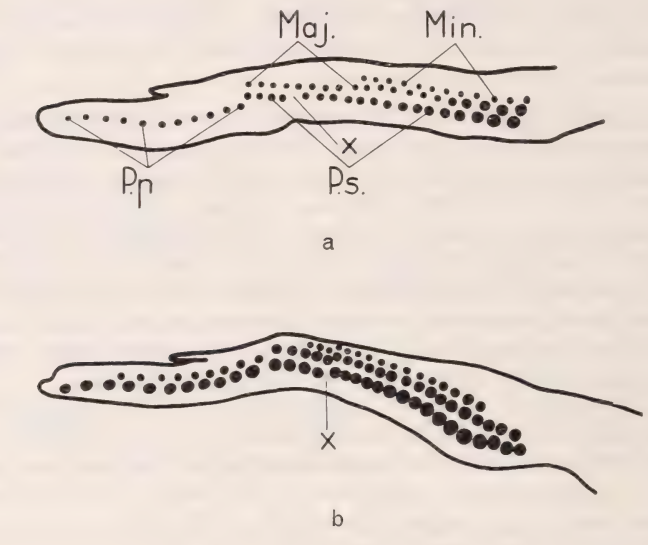


Fig. 16.

La ptérylose dans le c.al. (stades 2 *a* et 2 *b*) vu de haut et d'arrière (agr. env. 15 ×). P.s. = pennae secundariae; P.p. = pennae primariae; X = brèche diastataxique; Maj. = tectrices majeures; Min. = tectrices mineures.

Description de la ptérylose alaire.

Stade 2 a: Le c.al. comprend, sur l'avant-bras, trois lignes d'ébauches bien formées (fig. 16 *a*). La première ligne inférieure, la plus accusée, compte 19 protubérances. Et à ce stade déjà, on observe une nette discontinuité après la 4e secondaire. Sur la main, il y a une ligne de saillies, encore faibles, de rémiges primaires au nombre de 11.

Stade 2 b: Aussi bien l'avant-bras que la main se sont développés. La première ligne inférieure (rémiges) de l'avant-bras compte 20 ébauches avec la brèche diastataxique parfaitement visible

(fig. 16 *b*; planche I, fig. 3). La rangée des majores sur l'avant-bras compte 21 ébauches. Une troisième ligne (tectrices médianes) est en formation; elle comprend des ébauches au stade de protubérances précoces. On observe déjà que les 4 majeures distales secondaires sont plus fortes et que la 5e majeure supérieure est plus proche du bord postérieur de l'aile que les autres ébauches de la même rangée.

Sur la main, 2 rangées de 11 primariae et de 9 majores apparaissent.

Stade 3 a: Sur l'avant-bras, on compte 5 lignes horizontales de protubérances avancées avec chacune de 20-21 ébauches. La brèche de la 5e secondaire est nette, et le bulbe pennigère de la 5e tectrice majeure semble se déplacer pour obturer l'espace libre, compris entre les 4e et 5e secundariae.

Sur la main, les deux lignes d'ébauches (protubérances précoces) occupent toujours la même position, chaque ligne compte de 10 à 11 bulbes pennigères. Il nous reste à signaler 2 protubérances sur la face supérieure du pouce.

Stade 3 b: La face supérieure de l'aileron comprend, tout d'abord, en partant de l'insertion:

1. *Sur le bras:* vers le bord postaxial, 3 lignes de protubérances précoces. Puis, séparées des précédentes, plusieurs (4-5) rangées d'ébauches à peine formées se continuent jusqu'au bord supérieur.

2. *Sur l'avant-bras:* plusieurs (8-9) rangées d'ébauches dont les plus accusées sont au stade de papilles précoces.

3. *Sur la main* apparaît une troisième ligne correspondant à celle de l'avant-bras et, en plus, 3 petits bulbes sur le bord antérieur.

Sur le pouce: 7 à 8 petites protubérances disposées sur 2 lignes.

Sur la face inférieure de l'aileron:

1. Sur la main, 9 petites ébauches.

2. Sur l'avant-bras, 2 lignes de petites saillies. Seuls, les bulbes de la première ligne inférieure atteignent le stade de protubérances précoces.

3. Sur le bras: 2 rangées de 10-11 petites saillies sont en contact avec le c.p.

Sur le bord supérieur de l'aileron et à la face inférieure, on observe une seule ligne de 36 protubérances précoces s'étendant du point de contact avec le c.p. jusqu'à l'extrémité de la main.

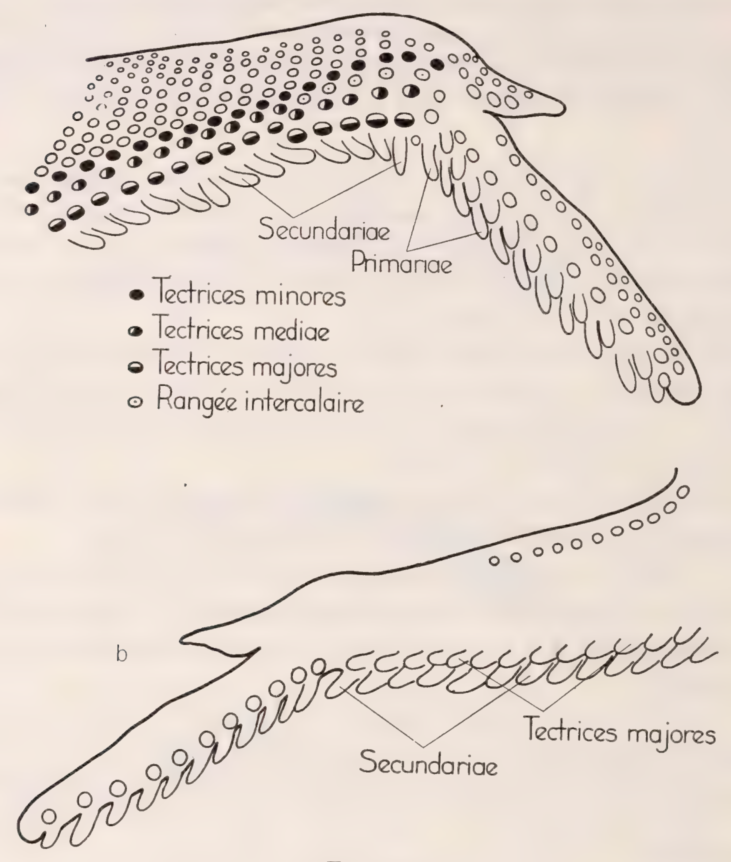


Fig. 17.

Dessin schématique du c.al. au stade 3 *c*. *a*) face supérieure de l'aileron, la disjonction des diverses rangées des praepennae: secundariae, tectrices majores et minores est bien visible (agr. env. 5 ×); *b*) face inférieure de l'aileron; les secundariae sont séparées des majores inf. par suite de leur insertion sur un plan différent (agr. env. 5 ×).

Stade 3 c: Sur le bras, la 1re série atteint le stade de papilles précoces pour les ébauches des rémiges. Sur l'avant-bras, les rémiges en sont au stade de papilles avancées et presque toute la face supérieure est recouverte de 8-9 rangées horizontales correspondant aux tectrices très régulièrement disposées (fig. 17 *a*). C'est au-dessus

de la ligne horizontale des secundariae que l'on remarque les premières ébauches de la 2e série, non représentée sur la fig. 17 *a* (planche I, fig. 4).

Sur la main, point de changement dans la disposition générale. Les ébauches de la première ligne inférieure sont au stade de papilles précoces. A la face inférieure, sur le bord postérieur de l'avant-

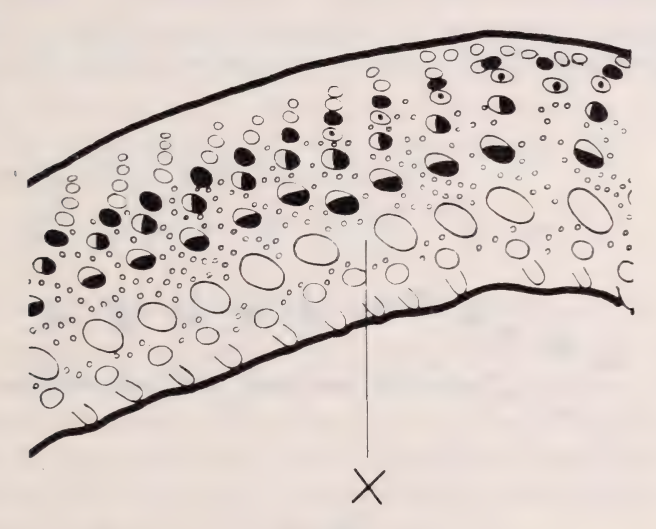


Fig. 18.

Extension de la 2e série à l'intérieur du c.al. vue d'en haut et d'arrière (agr. env. 7 ×). Avant-bras (stade 4 *a*). Pour l'explication des signes, voir fig. 17 *a*. x = brèche diastataxique.

bras et de la main, on observe 2 rangées d'ébauches, dont l'une est celle des rémiges et l'autre, celle des majeures. Sur le bord antérieur de l'avant-bras, une seule rangée occupe la partie proximale à partir du coude (fig. 17 *b*).

Stade 3 d: Aucun changement notable n'est à observer. Le bras est encore totalement dépourvu de la 2e série. On la remarque uniquement entre les bulbes de la 1re série (stade filiforme précoce) des 2 lignes des rémiges secondaires, des tectrices majeures et supérieures de l'avant-bras. Sur la main, encore aucune 2e série.

Aucune variation n'est intervenue dans la disposition des ébauches de la face inférieure (quelques ébauches au stade de protubérances avancées).

Stade 4 a : Sur la face supérieure, la 2e série pénètre maintenant aussi bien vers le bord antérieur que vers le bord postérieur du bras : la 1re série est au stade de papilles avancées. Sur l'avant-bras, la 2e série a progressé en direction des tectrices mineures supérieures et, en outre, a passé sur la face inférieure jusque dans les tectrices mineures, tandis qu'elle occupe les 3 rangées postérieures inférieures de la main.

Comme l'indique la fig. 18 dans une vue de haut et d'arrière, les majeures et médianes inférieures occupent encore leur position

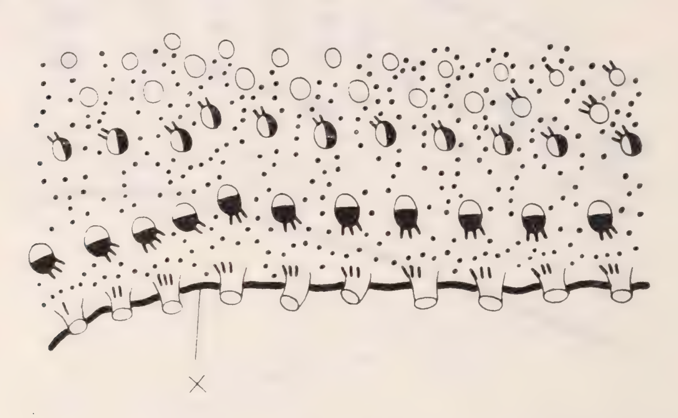


Fig 19.

C.al. au stade 5 *a*. Position de la 3e série sur les bourrelets folliculaires de la première, dans la région de la brèche diastataxique vue d'en haut et d'arrière (agr. env. 8 ×). Brèche disparue ; pour l'explication des signes, voir fig. 17 *a*.

sur le bord postérieur de l'aileron, de telle sorte que, pour ces ébauches, on ne peut encore parler de position ventrale. La face inférieure du bras et de la main est encore dépourvue de la 2e série.

Stade 5 a : L'aile porte maintenant une 1re série, en général au stade filiforme précoce et une 2e série au stade de protubérances avancées. Dès maintenant, toute la surface supérieure de l'aile est envahie par la 2e série (quelques ébauches de papilles précoces). La 3e série occupe, sur le bras, les 3 lignes inférieures. Sur l'avant-bras, les rémiges, les tectrices majeures et médianes supérieures sont munies de la 3e série, et dans la zone voisine du coude, cette 3e série tend à envahir les rangées mineures. La brèche diastataxique s'est fermée, c'est-à-dire l'aile a acquis un caractère eutaxique, qui, dans l'ontogénèse de *Catarrhacta skua* Brunn., est donc

secondaire (fig. 19 et planche I, fig. 5). Sur la main, on observe la 3e série à l'intérieur de 3 lignes. Toute la face interne de l'aile a été envahie par la 2e série. Mais aucune trace de la 3e série n'est visible.

Stade 5 c: Dès ce stade, la 3e série occupe, sur la face inférieure de l'aile, tous les bourrelets de la 1re série. Sur la face supérieure, la 3e série a envahi toutes les rangées du bras, de l'avant-bras et de la main, à l'exception des 2 lignes marginales supérieures.

Stade 5 g: Au terme de l'incubation, on ne constate plus aucune zone libre d'ébauches, à l'exception d'une petite surface triangulaire sur la face externe du coude. Au contraire de *Larus*, la 2e série vers la fin de l'incubation s'enfonce complètement. Donc, on ne rencontre pas 2 types de croissance *a* et *b*.

Centre du vertex.

Stade 2 a: Celui-ci se compose de trois centres partiels:

1. *c.sus.oc.:* celui-ci est situé au-dessus de l'œil, sur le vertex. Les centres de gauche et de droite entrent en contact par leur extrémité antérieure, à la racine du bec; à part ce point de jonction, ils sont séparés par une pseudo-aptérie longitudinale. On distingue de chaque côté environ 9 rangées longitudinales principales d'ébauches de la 1re série (fig. 20 *a*).

2. *c.s.oc.:* il est situé au-dessous de l'œil et permet de distinguer 4 rangs principaux de bulbes de la 1re série, la zone la plus large se trouve dans la région de l'oreille et un groupe d'ébauches mieux concentrées touche l'ouverture auriculaire.

3. *c.com.:* il est placé au-dessous du c.s.oc. dans la région postérieure de la mandibule et montre un premier prolongement vers la pointe du bec et un autre en direction du cou.

Stade 2 b: Les c.s.oc. et c.com. se sont confondus, de plus le dernier est tangent au c.p., alors que le c.s.oc. est encore nettement séparé du c.sus.oc. Le c.s.oc. entoure maintenant complètement l'ouverture auriculaire. La pseudo-aptérie longitudinale entre les c.sus.oc. a disparu (fig. 20 *b*), la 1re série a atteint le stade de protubérances précoces.

Stade 3 a: Les c.sus.oc. réunis comptent au total plus de 20 rangées principales d'ébauches (protubérances avancées en partie),

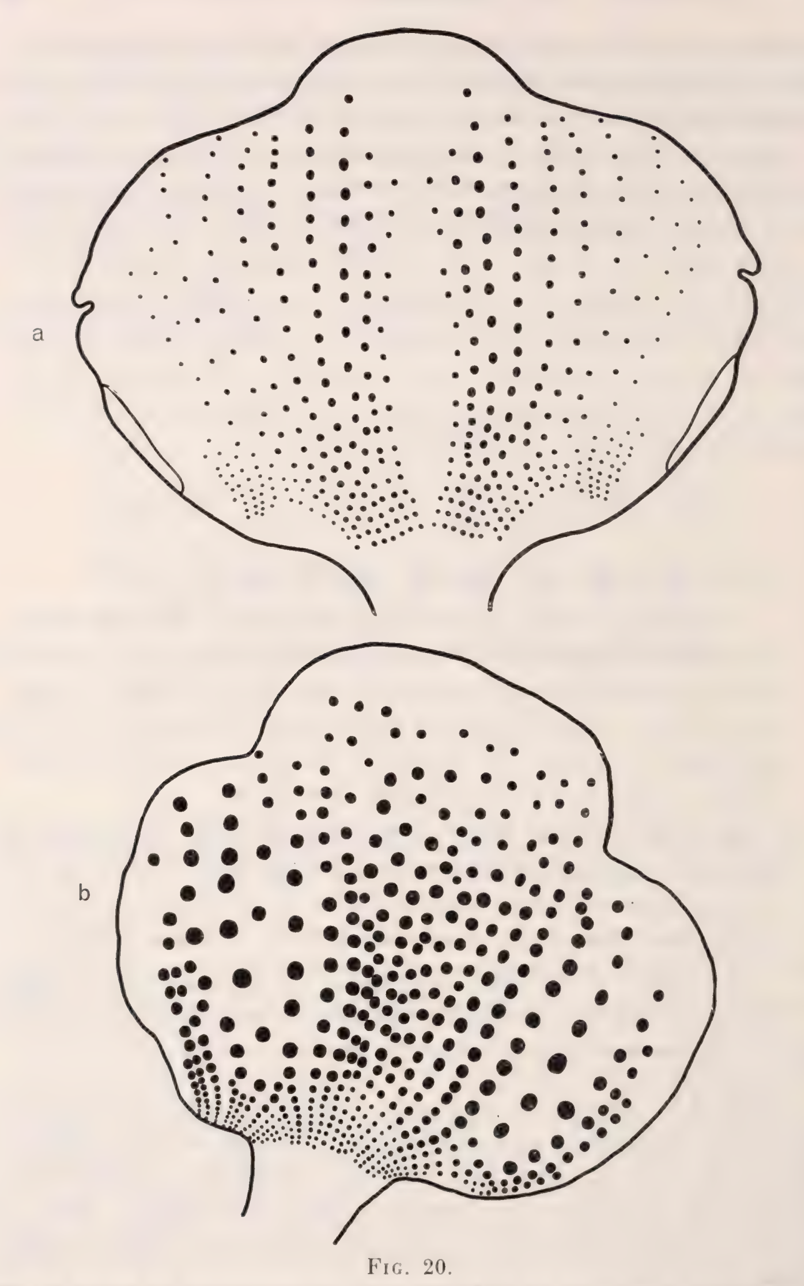


Fig. 20.

Divers stades du développement de la ptérylose du c.sus.oc. *a*) stade 2 *a*, la zone médiane du c.sus.oc. est encore dépourvue d'ébauches (agr. env. 9 ×); *b*) stade 2 *b*, les grandes taches noires indiquent bien la grosseur des ébauches de la 1re série vues de haut (agr. env. 5 ×).

qui sont assez régulièrement disposées de la racine du bec en direction du vertex. Dans le voisinage de la racine du bec, les ébauches deviennent de plus en plus petites en se concentrant davantage. C'est un peu au-dessus de l'oreille que le c.sus.oc. entre faiblement en contact avec le c.d.a.

Dans le c.s.oc., les ébauches les mieux développées se rencontrent entre l'œil et l'oreille, on en compte environ 6-8 rangées, plutôt courtes et plus ou moins régulières. Le nombre des ébauches du pourtour de l'oreille a augmenté (fig. 3 *b*). Le c.s.oc. est maintenant tangent au c.d.a., tandis qu'on constate une transition continue entre le c.com. et le c.p. Bien que les espaces entre les bulbes plumeux soient suffisants, on ne trouve encore aucune trace de la 2e série.

Selon les indications données ci-dessus, il apparaît clairement que la formation du c.v. ne part point d'une seule et unique zone, comme pour tous les autres centres, mais de trois points différents qui ne fusionnent que dans la suite du développement embryonnaire.

Stade 3 b : Les 2 centres sus.oc. réunis comptent environ 24 lignes de bulbes pennigères au sommet de la tête et une vingtaine à la racine du bec; c'est dans la région centrale que les ébauches sont les plus grandes (protubérances avancées). Les c.sus.oc. réunis et le c.d.a. sont complètement confondus et, à partir de ce stade, il n'est plus possible de les délimiter avec exactitude, les ébauches étant de grandeur identique au passage de l'un à l'autre.

Derrière l'oreille, à part 2 rangs de bulbes sur le pourtour même de l'oreille, on observe toujours un petit espace libre de toute ébauche. A l'intérieur des 2 c.s.oc. et com., les bulbes les plus grands se trouvent dans le voisinage antérieur de l'oreille (protubérances précoces).

Stade 3 c : La plupart des ébauches du c.sus.oc. sont au stade de protubérances avancées, quelques-unes, même, au stade de papilles précoces. Le nombre des rangées n'a pas subi d'augmentation, elles continuent à se maintenir assez régulières. A la racine supérieure du bec, les ébauches, bien que très serrées, sont malgré tout rangées sur 24-25 lignes sans être ordonnées, toutefois aussi régulièrement qu'au vertex. De part et d'autre de la ligne médiane du vertex, on observe d'abord 2 rangs de protubérances avancées,

puis 3 rangs de papilles précoces et enfin, de nouveau, 6-7 lignes de protubérances avancées. Il est intéressant de constater que c'est précisément entre les bulbes des 3 rangs les mieux développés qu'apparaît la 2e série; donc là où, au cours des premiers stades, on a signalé les premières ébauches de la 1re série.

A l'exception de la partie inférieure de l'œil, là où la membrane nictitante est visible, les paupières sont occupées par deux lignes de petites saillies (fig. 3 *d*). Quant au pourtour de l'oreille, il est entouré de deux rangs de protubérances avancées nettement plus concentrées que les voisines.

Stade 3 d: La plupart des bulbes pennigères de la 1re série sont très espacés les uns des autres. De part et d'autre de la ligne médiane du vertex, la 2e série occupe 7 interlignes; elle a donc plutôt progressé en direction latérale qu'en direction longitudinale, car elle ne se rencontre pas encore sur la racine du bec, ni dans les zones externes du c.sus.oc. (en bordure des paupières), elle est circonscrite à la partie nuchale et à la zone centrale.

Quelques petites ébauches de la 2e série ont envahi le c.s.oc. et le c.com. Les deux rangs d'ébauches concentrées autour de l'oreille sont au stade de papilles précoces, mais sans 2e série.

Stade 4 a: En général, la 1re série n'a pas dépassé le stade de papilles précoces; sur le vertex seulement, quelques-unes sont des papilles avancées. Dès ce moment, à part une étroite surface sur le pourtour de l'œil et une zone à la racine du bec, toutes les régions du c.v. sont occupées par la 2e série (fig. 21).

Stade 5 a: La 2e série a atteint son extension complète, car, à part une petite zone au-dessous de l'œil, elle a envahi les trois centres partiels en entier, et même la petite surface semi-circulaire, derrière l'oreille, qui, jusqu'ici, était à nu. Dans une large mesure, les trois centres partiels sont envahis par la 3e série (2-3 ébauches par bourrelet). Elle est même faiblement apparue sur les bourrelets du pourtour de l'oreille, mais non sur ceux des paupières.

Stade 5 c: Autour de l'œil, la 1re série est au stade filiforme précoce, tandis que, en général, elle est au stade filiforme très long. Quant à la 2e série, la plupart des ébauches ont atteint le stade de protubérances précoces. Désormais, la 3e série est présente dans tout le centre, à l'exception de petites zones au voisinage des commissures et sous l'œil même. Dans la zone parotique, la 2e série

n'est plus aussi bien marquée qu'au stade 5 *a*, elle tend à s'enfoncer, ce qui, d'ailleurs, est déjà réalisé par un certain nombre d'ébauches.

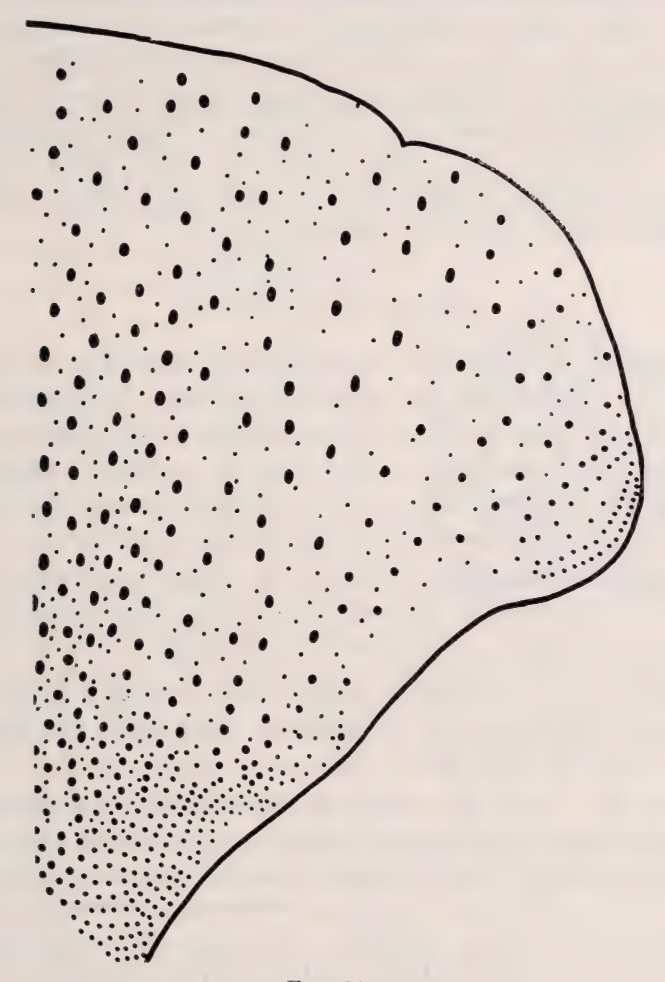


Fig. 21.
Extension de la 2e série dans le c.sus.oc. (partie gauche) (agr. env. 6 ×).

Stade 5 g : Jusqu'au terme de l'incubation, en général, la 1re série ne s'est pas autant allongée dans le c.v. que dans les autres centres, peut-être, est-ce là une conséquence du fait que l'extension en surface des trois centres partiels est plus lente que dans tous les autres, y compris le c.t.f., le c.abd. et le c.p. ? Au contraire de *Larus ridi-*

bundus, mais comme chez *Sterna hirundo*, au moment de l'éclosion, *Catharacta skua* est caractérisé par l'enfoncement de la 2e et 3e série dans le c.v. presque en entier, exception faite d'une étroite petite zone immédiatement en dessous de l'œil, là où ces deux séries sont devenues visibles en dernier lieu. La petite région sur le pourtour de l'oreille, longtemps privée de toute ébauche, est, elle aussi, marquée par une 2e série enfoncée. C'est dans la région postérieure du c.sus.oc. que l'on peut encore le mieux observer la position présente de la 3e série, parce que ses ébauches transparaissent à l'intérieur des bourrelets.

Centre tibio-fémoral.

Stade 2 a: Il s'agit d'un centre de petite superficie, en contact avec le c.b. presque dès les premiers stades (fig. 3). Le développement ne sera indiqué d'une manière détaillée que pour la partie extérieure de la cuisse; la surface interne ne faisant pas preuve d'une allure différente. En général, la disposition des ébauches de ce centre est moins régulière que dans la plupart des autres centres.

Stade 2 b: Désormais, le c.t.f. est en contact étroit avec le c.b. et seule, la densité plus forte des bulbes du c.b. permet encore de les distinguer approximativement l'un de l'autre.

Stade 3 a: La 1re série a gagné toute la surface de la cuisse aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur. Le nombre des ébauches est d'environ 90 à l'extérieur (fig. 3).

Stade 3 b: Après être entré en contact avec le c.abd. par la région intérieure, le c.t.f. a été envahi par la 2e série (fig. 3). On remarque déjà une faible différence de développement parmi les ébauches de cette série. Peut-être le voisinage immédiat du c.b. exerce-t-il une certaine influence sur la formation de la 2e série du c.t.f. ? La 1re série a atteint le stade de protubérances avancées (planche I, fig. 6).

Stade 3 c: Les types *a* et *b* de la 2e série sont bien visibles dans le c.t.f. A la limite inférieure, la 1re série a atteint le stade de protubérances avancées et, vers la limite supérieure, du côté du c.b., le stade de papilles avancées.

Stade 3 d: Le plus grand nombre des ébauches de la 2e série appartient au type *b* (protubérances précoces). Même si le type *a*

est presque de longueur identique à celle de la 1re série, les ébauches respectives de l'une et de l'autre sont faciles à déterminer, car ici, comme dans le c.b. et le c.d.p., le type *a* est caractérisé par le fait que, toujours, la base des bulbes plumeux est plus étroite, plus frêle que celle des ébauches de la 1re série.

Stade 4 a: Sur le côté externe de la cuisse, la 1re série atteint le stade filiforme et sur le côté interne, le stade de papilles avancées. Le type *a* de la 2e série a la forme de papilles avancées; le type *b*, celle de protubérances avancées. Cette différence de grandeur entre les deux types de la 2e série est semblable à celle des *Laridae* étudiés par Gerber (fig. 22).

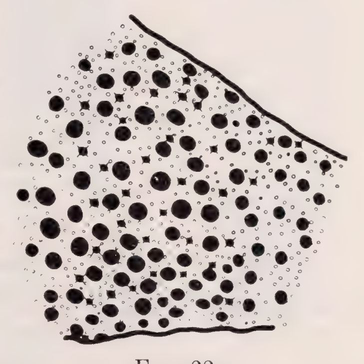


Fig. 22.
Position respective des deux types *a* et *b* de la 2e série dans le c.t.f. (stade 4 *a*). Pour les signes, voir fig. 7 (agr. env. 7 ×).

Stade 5 a: La 2e série continue de se développer normalement, les ébauches du type *a* atteignent le stade filiforme précoce et ne se distinguent que peu de celles de la 1re série; celles du type *b*, le stade de papilles avancées. Ni l'un, ni l'autre de ces deux types n'ont tendance à s'enfoncer. Seuls, quelques faibles bulbes de la 3e série apparaissent.

Stade 5 c: La 3e série s'est étendue à tout le c.t.f., mais elle est plus nombreuse sur les bourrelets de la 1re série au voisinage du c.b. On l'observe continuellement sur le côté dorsal du bourrelet. Quant à la 2e série, elle reste stationnaire jusqu'au terme de l'incubation.

Stade 5 g: On n'observe plus aucun changement dans la disposition et le nombre des ébauches des trois séries; la 1re série est au stade filiforme très long; la 2e série a conservé le même aspect et la même grandeur que précédemment, de plus elle ne manifeste aucune tendance à s'enfoncer. Quant à la 3e série, elle n'est plus visible à l'extérieur des bourrelets folliculaires; seulement à l'intérieur, lorsqu'ils sont suffisamment transparents.

Centre abdominal.

Stade 2 a: Dans la partie ventrale de *Catharacta*, on observe deux centres pairs: le c.abd. et le c.p. Au début, ils sont complètement isolés l'un de l'autre. Le c.abd. entoure l'insertion ombilicale de 3-4 rangées longitudinales, mais immédiatement au-dessus de cette insertion le nombre de ces rangées augmente jusqu'à 7 et 8 pour se terminer vers le tiers inférieur de la surface ventrale (fig. 23). Les deux c.abd. sont isolés l'un de l'autre par l'« aptérie » ventrale. La grandeur des ébauches (protubérances précoces) décroît de l'arrière vers l'avant.

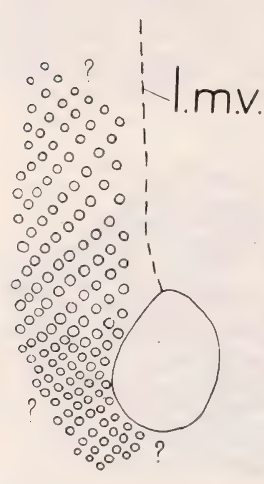


Fig. 23.

Représentation schématique de la zone initiale du c.abd. (stade 2 *a*). Le traitement préalable subi par cet embryon ne nous a pas permis de déterminer exactement le nombre et la position détaillée des ébauches de ce centre. (Agr. env. 7×). l.m.v. = ligne médiane ventrale.

Stade 2 b: En comparaison avec le stade 2 *a*, le c.abd. s'est étendu presque du double en direction céphalique. Dans la zone postérieure du centre qui est la zone initiale, les ébauches ont atteint le stade de protubérances avancées, alors que dans la région antérieure, elles sont au stade de protubérances précoces. Par conséquent, au contraire de *Larus* et de *Sterna* (Gerber), la ptérylose embryonnaire abdominale de *Catharacta skua* représente u n c e n t r e d e p l u m e s et non un champ plumeux, car les ébauches, dont la formation a débuté aux alentours de l'insertion ombilicale, se distinguent nettement, de l'arrière vers l'avant, et par le moment où elles apparaissent et par leur grandeur (à l'arrière: protubérances avancées; à l'avant: protubérances précoces). Le contact s'est établi entre le c.abd. et le c.pect. vers le milieu de la poitrine (fig. 24 *a*). Dans sa partie caudale, le c.abd., après avoir contourné l'ombilic, se termine à la base du bourrelet cloacal, et c'est, à cet endroit, que les deux c. abd. se rejoignent sur la ligne médiane.

Stade 3 a: Le centre compte, jusqu'au point de rencontre avec le c.p., 20-25 lignes obliques avec, en moyenne, de 8-11 ébauches sur

chacune; les plus grandes (protubérances avancées) sont situées autour de l'ombilic. Les c.abd. s'insèrent vers l'avant entre les 2 c.pect. et les lignes obliques du c.abd. se continuent presque régulièrement par celles du c.p.

Stade 3 b: Les ébauches de la 1re série atteignent le stade de papilles précoces, au moins pour quelques ébauches autour de

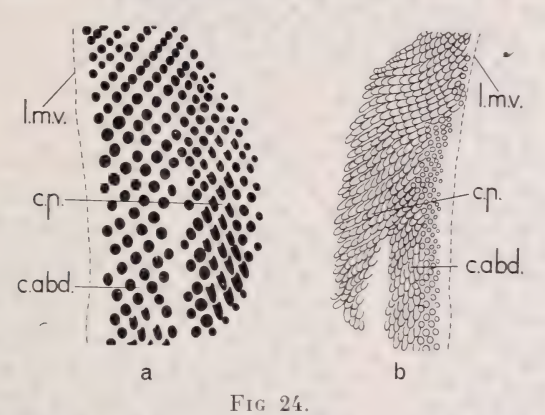


Fig 24.

Sections découpées dans la zone de jonction du c.abd. et du c.p. Les ébauches sont dessinées en projection verticale. *a*) stade 2 *b*, moitié gauche (agr. env. 6 ×); *b*) stade 3 *b*, les ébauches plumeuses de la 1re série se recouvrent réciproquement à la manière de tuiles (agr. env. 4 ×).

l'insertion ombilicale. Dès ce stade, les c.abd. et pect. forment une unité qui s'étend jusqu'à la zone gutturale et entrent ainsi en contact avec le c.com. Vers l'arrière, le c.abd. est en liaison avec le c.c. et le c.t.f. (fig. 24 *b* et planche I, fig. 7).

Stade 3 c: La disposition générale du centre est sans changement notable par rapport au stade précédent. L'« aptérie » médiane ventrale commence à se couvrir, immédiatement au-dessus du pédoncule ombilical, de petites saillies faiblement ébauchées. Les ébauches les plus grandes atteignent le stade de papilles avancées (partie caudale du centre). La 2e série a fait son apparition dans la région située dans le voisinage de l'ombilic, là où les ébauches de 1re série se sont un peu écartées; mais il faut noter que l'espace existant entre les ébauches pennigères de la 1re série est, en général, plus faible pour le c.abd. que pour les autres centres décrits jusqu'ici.

Stade 3 d: La progression de la 1re série est terminée et seules, quelques ébauches tardives apparaissent sur les bords de l'« aptérie »

ventrale. La 2e série (protubérances avancées), par contre, a progressé de la partie caudale jusque dans le voisinage du point de contact avec le c.p. Plus à l'avant, les ébauches de la 1re série ne sont pas encore suffisamment espacées pour permettre la croissance

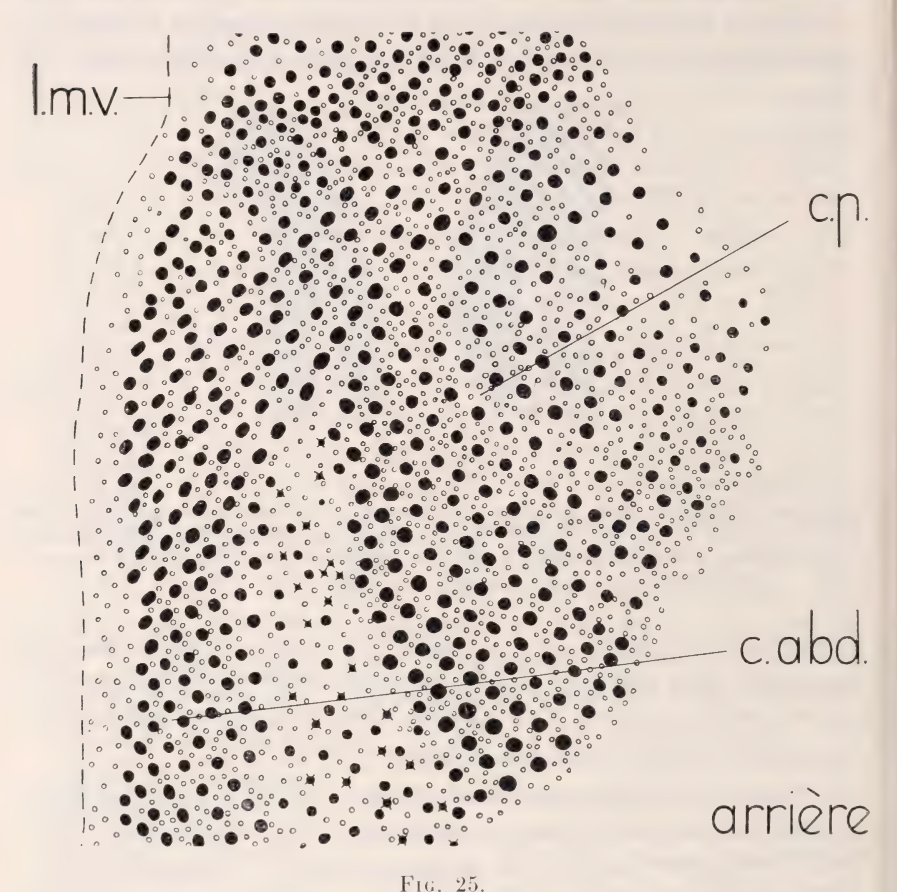


Fig. 25.
Vue partielle du c.abd. et du c.p. (stade 4 *a*). l.m.v. = ligne médiane ventrale (agr. env. 7 ×).

de la 2e série. Dans la partie caudale, on observe des ébauches de la 1re série au stade filiforme précoce, mais plus à l'avant, seulement au stade de papilles précoces.

Stade 4 a : Le centre tout entier est envahi par la 2e série; toutefois, en général, elle semble moins concentrée que dans le c.p. au stade identique. De même, l'« aptérie » ventrale est occupée

par de petites protubérances de la 2e série: seule, une étroite surface longitudinale (suture abdominale) en est dépourvue (fig. 25).

Stade 5 c: La 3e série, après avoir paru sur quelques ébauches de la partie caudale au cours du stade 4 *a*, s'est étendue au centre tout entier de l'arrière vers l'avant. Dans la partie immédiatement postérieure à la zone de jonction avec le c.p., entre les deux centres abd., la 3e série permet de déterminer un axe de symétrie, axe qui, ici, coïncide avec la ligne médiane ventrale (fig. 26). Dans la partie caudale du c.abd., la plupart des bourrelets de la moitié externe du centre, portent la 3e série sur le côté interne; et les bourrelets de l'autre moitié (moitié intérieure), sur le côté externe. La 1re série en est au stade filiforme très long; la 2e série est sans changement; la 3e série, au stade de protubérances avancées. Dans la partie caudale, les bourrelets portent en général 4-5 ébauches de la 3e.

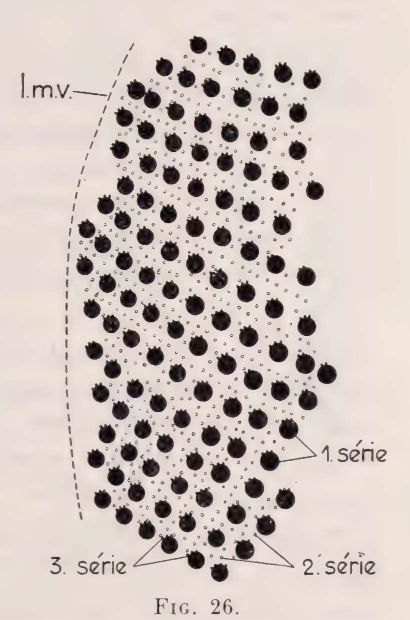


FIG. 26.

Partie du c.abd. montrant la disposition géométrique des ébauches des trois séries. Sont en particulier remarquables : 1) la disposition en quinconce des bulbes de la 1re série; 2) le groupement par cinq des ébauches de la 2e série; 3) la position constante des bulbes de la 3e série sur le côté céphalique des bourrelets de la première (agr. env. 8 ×).

Il est assez remarquable que la 3e série, bien qu'apparue plus tardivement, ait atteint la même longueur que la 2e série. Celle-ci subit donc un certain arrêt de croissance.

Stade 5 c: La 2e série ne s'est plus allongée. Dans l'« aptérie » ventrale, les bourrelets de la 1re série (stade filiforme précoce) portent déjà de 2 à 3 ébauches de la 3e série. Dans la partie caudale du centre (où elle s'est manifestée en premier lieu), la 2e série s'enfonce alors qu'elle a atteint le stade de papilles précoces. En surface, on n'aperçoit plus que quelques pointes bien frêles, qui, seules, nous indiquent la position présente de cette série.

Stade 5 g : A la fin de la période d'incubation, le c.abd. ne comprend plus que la 1re série bien visible (filiforme très long) alors que la 2e ainsi que la 3e sont complètement enfoncées.

Centre pectoral.

Stade 2 a : Au début de sa formation, le c.p. est parfaitement délimité (fig. 27) et s'étend en grande partie en face de l'insertion de l'aile. Les bulbes pennigères les mieux marqués se trouvent dans la zone caudo-extérieure du centre (protubérances précoces).



Fig. 27. Début de la ptérylose dans le c.p. au stade 2 *a* (agr. env. 4 ×).

Stade 2 b : L'extension du c.p. en direction céphalique est très rapide, à tel point que maintenant il a progressé jusqu'au cou. Les ébauches atteignent le stade de protubérances avancées et quelques-unes, dans la partie caudale, portent une petite pointe. Jusqu'au point de contact avec le c.abd., on compte 9-10 lignes transversales de 8-10 bulbes pennigères régulièrement disposés. La progression du centre s'est réalisée spécialement vers l'insertion de l'aile.

Stade 3 a : Jusqu'au cou (zone sous la mandibule inférieure), on compte 29-30 rangées obliques de 10-12 protubérances avancées. Les ébauches décroissent légèrement du bord extérieur au bord intérieur du c.p. Vers l'avant, le c.p. a établi la liaison avec le c.com. du c.v.

Stade 3 b : La zone intermédiaire (planche I, fig. 7) entre le c.p. et le c.abd. est presque totalement à nu. A ce stade de la période embryonnaire, le c.p. est le seul, avec le c.al. et le c.v., qui soit caractérisé par l'absence de la 2e série. Sur toute sa longueur, le c.p. compte 29-30 lignes obliques. Les ébauches les plus longues (stade papillaire précoce) occupent toujours la zone caudale externe du centre dans le voisinage immédiat de la face interne du c.t.f. et elles sont régulièrement disposées en quinconce.

Stade 3 c : La disposition des ébauches se conserve très régulière, le nombre des rangées longitudinales s'élève de 12-13 et celui des lignes obliques, de la naissance du cou jusqu'à l'extrémité

caudale du centre, est resté identique. Les ébauches les plus longues sont au stade filiforme avancé.

La 2e série apparaît dans la partie caudale du centre sous la forme de faibles protubérances. Il convient de remarquer que la 2e série avant de progresser en direction céphalique occupe d'abord toute la largeur postérieure du centre. Il s'agit là d'une des caractéristiques de la progression de la 2e série. La zone intermédiaire entre le c.p. et le c.abd. s'est recouverte de petites saillies de 2e série.

Stade 3 d: Une petite zone rectangulaire dépourvue de toute ébauche se trouve au passage entre le c.p. et le c.d.a., en dessus de l'insertion de l'aile. La 2e série a progressé jusqu'à la zone gutturale entre les bulbes pennigères de la 1re série (filiforme long). D'une manière générale, le c.p. fait preuve d'un développement plus avancé que le c.abd.

Stade 4a: Les premières ébauches de la zone intermédiaire entre le c.p. et le c.abd. atteignent le stade de protubérances très avancées; quelques-unes même, le stade de papilles précoces. Dans cette zone et celle séparant le c.p. du c.b., on aperçoit la 2e série (petites protubérances) en grand nombre.

Stade 5 a: Les caractéristiques indiquées pour la 3e série du centre abd. peuvent s'appliquer au c.p. La grande majorité des ébauches de la 3e série est placée sur le côté intérieur du bourrelet, face à la ligne médiane ventrale. Dans la zone intermédiaire entre le c.p. et c.abd., on observe qu'un petit nombre d'ébauches de la 2e série se développe plus rapidement que d'autres. Il s'agit donc là des deux types *a* et *b* qui, toutefois, ne sont représentés que sur une étroite surface. Cette dernière, bien que les bulbes pennigères de la 1re série y atteignent à peine le stade de papilles précoces, est déjà envahie par la 3e série. La 2e série n'a subi aucun changement ni dans le centre proprement dit, ni à l'extérieur.

Stade 5 c: La 1re série continue à s'allonger, de telle sorte que les bourrelets prennent de plus en plus de relief, ce qui semble faciliter la formation de la 3e série (2-3 sur chaque bourrelet). Quelques ébauches de la 2e série (stade papillaire) commencent à s'enfoncer surtout dans la partie caudale du c.p.

Stade 5 g: Comme on l'a vu pour les autres centres où la 2e série n'apparaît que sous un seul type, au moment de l'éclosion, la 2e et

la 3e série commencent à s'enfoncer peu à peu dans l'épiderme et le derme. Dans le c.p., seules quelques ébauches de la zone intermédiaire (type *a*) ne montrent aucune tendance semblable.

CHAPITRE III

COMPARAISON DE LA PTÉRYLOSE DE *CATHARACTA SKUA* BRÜNN. AVEC CELLE DES ALECTOROMORPHAE DÉCRITE PAR GERBER

A. Les trois séries de *Catharacta Skua* Brünn. comparées a celles de *Larus ridibundus* L. et de *Sterna hirundo L.*

Jusqu'ici, seul le développement de la ptérylose de quelques représentants des Alectoromorphes *(Gallus, Vanellus, Larus, Sterna* et *Fulica)* et d'un seul Colymbimorphe (*Podiceps cristatus* L.) a été observé et publié. (Gerber et Portmann.) Cette étude détaillée de la genèse du plumage de ces quelques genres et celle faite pour *Catharacta skua* Brünn. vont nous permettre d'établir d'utiles comparaisons. Nous le faisons d'autant plus volontiers que, selon les indications biologiques fournies au début du chapitre premier, *Catharacta skua* Brünn. *Larus ridibundus* L. et *Sterna hirundo* L. appartiennent au même groupe ontogénétique de Portmann (1935). La question que nous nous proposons de résoudre pourrait donc s'exprimer de la manière suivante: « En quoi la ptérylose de ces divers genres se ressemble-t-elle, en quoi diffère-t-elle ? »

En ce qui concerne *l'époque de l'apparition des trois séries*, la figure 28 nous indique manifestement que, pour ces trois représentants, la 1re et la 2e série deviennent visibles au cours du deuxième tiers de la période embryonnaire. Quant à la 3e série, *Catharacta skua*, chez lequel elle devient visible vers le 22e jour, se rapproche plutôt de *Larus* (stade initial de la 3e série vers le 15e jour: donc au début du 3e tiers d'incubation), que de *Sterna* (stade initial de la 3e série vers le 13e jour, donc avant la fin du deuxième tiers de la couvaison). Ainsi, quoique l'incubation de *Catharacta* dure de 28-30 jours au total contre 21 pour *Larus* et *Sterna*, l'ordre relatif de l'apparition des trois séries ne présente pas de différences essentielles.

Si Gerber a constaté une étroite similitude du développement *de la première série* entre *Vanellus*, *Sterna* et *Larus*, nous pouvons ajouter que, pour la plupart des centres, *Catharacta* est leur proche parent. Quant *à la deuxième série*, si des différences notables apparaissent entre *Sterna* et *Larus*, elles subsistent entre ces représentants des Laridae et *Catharacta skua*. En effet, chez ce dernier,

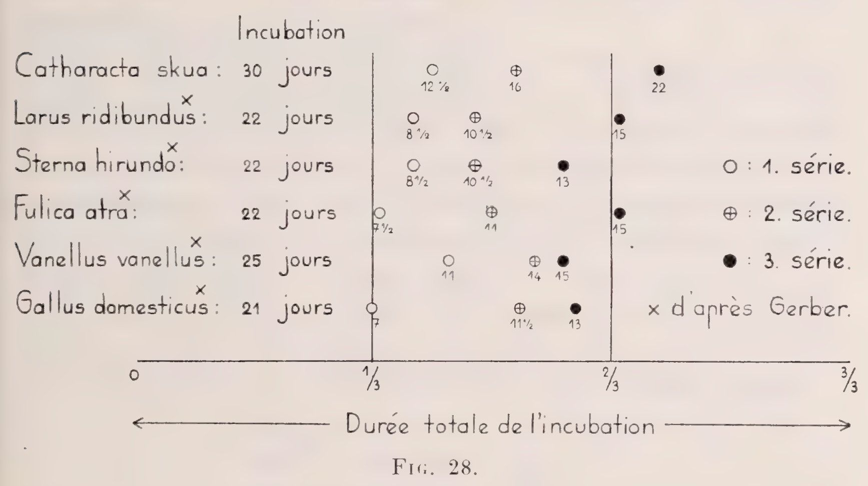


Fig. 28.

Schéma des temps relatifs (en fraction de la durée totale d'incubation) de l'apparition des trois séries. La durée totale de l'incubation de chacune des espèces envisagées a été divisée en trois périodes, afin de permettre une analyse comparative basée sur une commune mesure.

l'extension de la 2e série à tous les centres est moins rapide que chez *Larus ridibundus* qui, lui-même, est plus lent que *Sterna hirundo*. La même observation peut être faite pour la 3e série.

Par conséquent, c'est chez *Sterna hirundo* que la formation et l'extension des bulbes pennigères sont concentrées sur la période la plus courte, en comparaison avec la durée totale de l'incubation, tandis que, chez *Catharacta*, elles s'étendent sur la période la plus longue. A ce sujet, il est intéressant de constater que ces relations dans l'extension des ébauches pennigères trouvent un certain parallélisme durant la période post-embryonnaire. En effet, la capacité de vol — conclusion de cette ptérylose postembryonnaire — se présentera d'abord chez *Sterna* durant la troisième semaine après l'éclosion (Gerber, p. 289), ensuite chez *Larus* vers la cinquième semaine (Gerber, p. 289) et enfin chez *Catharacta* vers l'âge de

deux mois (tableau 2). Toutefois, comme la comparaison avec *Vanellus vanellus* L. et *Fulica atra* L. l'indique (tableau 2), cette correspondance est loin d'être une règle générale.

De la comparaison de la ptérylose de *Catharacta skua* avec celle

TABLEAU 2.

Oiseaux	Durée de l'incubation (en jours)	Jour de l'apparition de la première série	Jour de l'apparition de la seconde série	Jour de l'apparition de la troisième série	Semaines postembryonnaires avant capacité de vol
Catharacta skua	28-30	12	16	22-23	8-9
Larus ridibundus	22-23	8½	10½	15	5-6
Sterna hirundo	22-23	8½	10½	13	3½
Fulica atra	22	7½	11	15	9½
Vanellus cristatus . . .	25-26	11	14	15	5
Gallus domesticus	21	7	11½	13	?

de *Larus ridibundus* et de *Sterna hirundo*, nous pouvons tirer les conclusions suivantes:

1. Chez *Catharacta skua*, il existe les mêmes centres que chez *Larus ridibundus* et *Sterna hirundo*, à la seule différence que le centre abd. ne se trouve point chez les Laridae où on observe un champ plumeux. De plus, les divers centres apparaissent dans le même ordre de succession, d'abord le c.c., puis le c.b., le c.d.p., le c.d.a., en même temps. Par contre, chez *Catharacta skua*, je ne trouve aucune tache céphalique (« Scheitelfleck » de GERBER, p. 243). Mais GERBER a constaté que, chez *Sterna hirundo* et *Larus ridibundus*, le c.v., au début de sa formation, se compose de trois zones distinctes (GERBER, p. 245). Chez *Catharacta skua*, une disposition presque identique se retrouve: nous y distinguons en effet les trois centres partiels: c.sus.oc., c.s.oc., c.com.

2. Quant à la 2e série, elle présente certaines particularités chez *Catharacta skua*. Alors que, chez *Larus ridibundus*, GERBER a observé un développement sans enfoncement de la 2e série pour

les c.d.p., c.b., c.t.f., c.al. et c.v. ; chez *Catharacta skua*, l'absence de l'enfoncement peut être observée dans le c.d.p., le c.b. et le c.t.f. mais point dans les c.al. et c.v. D'autre part, dans ces derniers, je ne trouve pas de différenciation de la 2e série en types *a* et *b*. Dans tous les autres centres, au terme de l'incubation, la 2e série s'enfonce complètement. A ne considérer que cet enfoncement des ébauches de la 2e série, *Catharacta* semble occuper un échelon intermédiaire entre *Larus* et *Sterna*.

3. Comparée à celle des *Laridae*, la 3e série de *Catharacta skua* apparaît plus tardivement (tableau 2), mais se développe, s'étend et s'enfonce dans la plupart des centres d'une manière identique. Toutefois, les ébauches de la 3e série sont plus nombreuses sur un bourrelet de la 1re série de *Catharacta skua* (jusqu'à 10 ébauches sur un seul) que sur ceux de *Larus ridibundus* et de *Sterna hirundo*, pour lesquels Gerber n'indique que de 5 à 7 ébauches.

En résumé, on constate que le temps, nécessaire à l'apparition des bulbes pennigères des trois séries des Alectoromorphes examinés jusqu'ici, se raccourcit selon l'ordre suivant:

Catharacta skua:	10	jours.
Fulica atra:	7½	»
Larus ridibundus:	6½	»
Gallus domesticus:	6	»
Sterna hirundo:	4½	»
Vanellus vanellus:	4	»

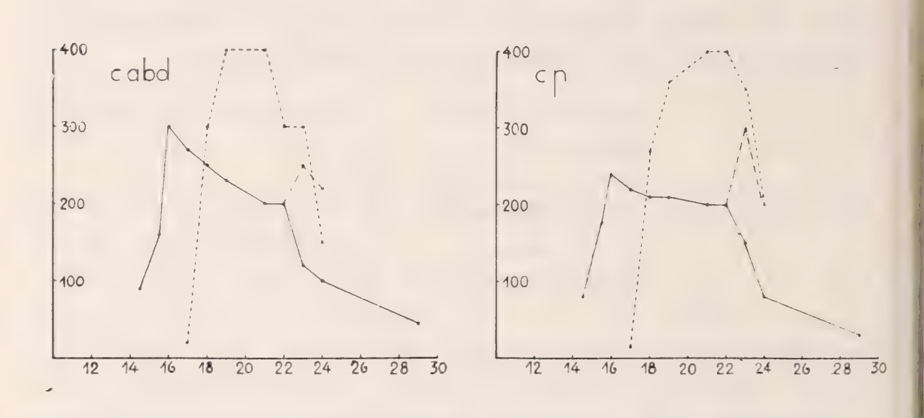
B. Les « lois » d'extension de la deuxième série.

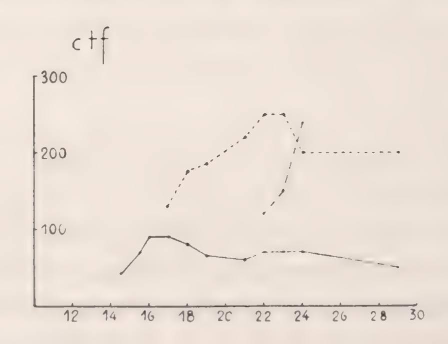
Au cours de la description de la ptérylose embryonnaire, j'ai, à plus d'une reprise, attiré l'attention sur le fait que la 2e série n'apparaît que là où un certain nombre de conditions sont réalisées (cf. en particulier c.d.a.):

1. La 2e série n'apparaît point, aussi longtemps que les ébauches de la 1re série n'ont pas atteint le stade papillaire précoce. Sur ce point, il semble qu'il y ait une légère différence avec l'indication rapportée par Gerber pour *Larus* et *Sterna*; Gerber a observé, en effet, que les ébauches de la 1re série doivent être au moins des protubérances avancées.

2. En général, la 2e série ne peut paraître que dans les zones où les ébauches pennigères de la 1re série se sont espacées par suite de la croissance en surface du tégument. Lorsqu'on considère le tableau 3 indiquant le nombre des ébauches (densité relative) des divers centres, on peut faire les constatations suivantes:

Dans la plupart des centres, ce n'est qu'au moment où, à surface égale, les ébauches de la 1re série ont atteint ou encore plus souvent, déjà dépassé leur densité maximale, que la 2e série peut paraître. Dans la plupart des centres, ce n'est que lorsque, à surface égale, la densité relative des ébauches de la 1re série a diminué d'environ un tiers que la 2e atteint son extension maximale (fig. 29). Les centres les plus caractéristiques à ce sujet sont le c.d.p., le c.d.a., le c.abd., le c.b. et le c.v.





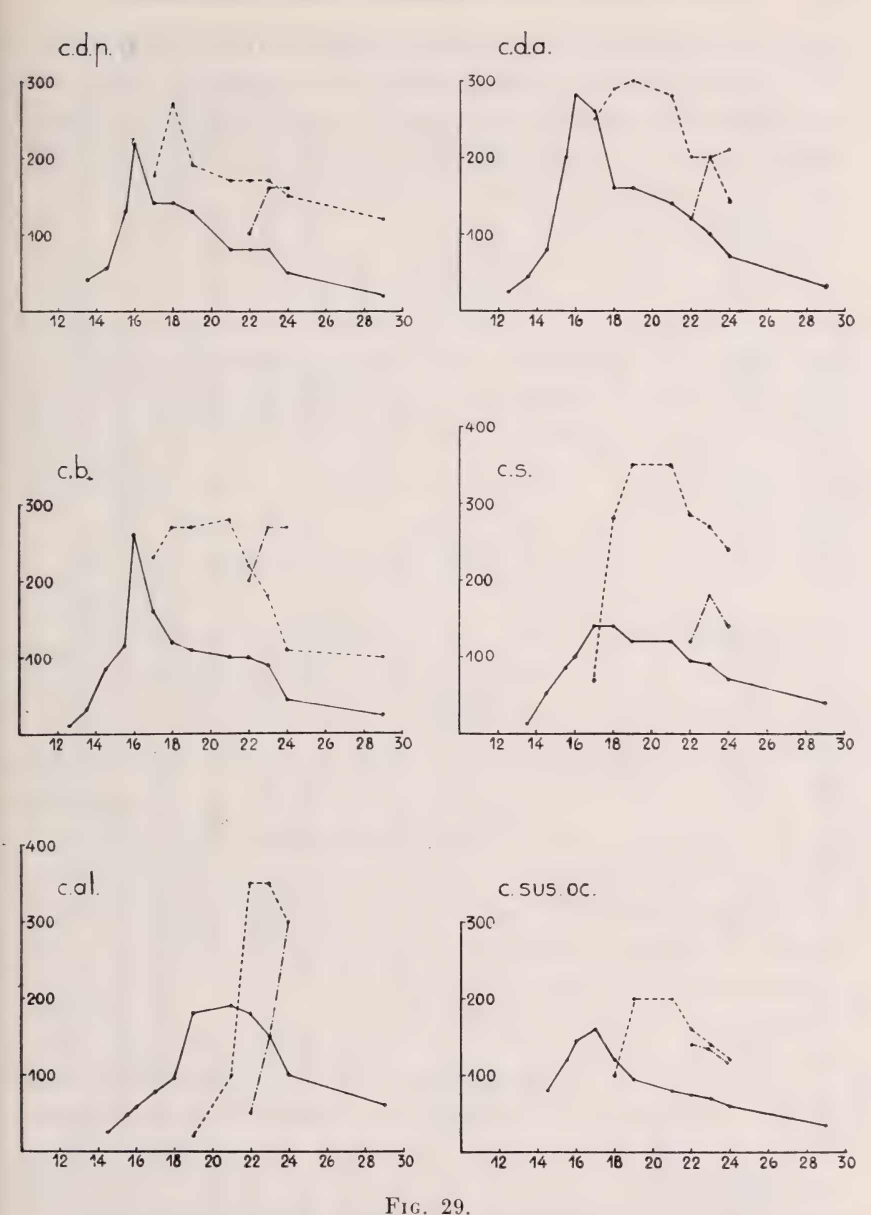


Fig. 29.

Graphiques de la densité relative des ébauches des trois séries dans la plupart des centres de *Catharacta skua*. En abscisse: les jours de la période d'incubation; en ordonnée: le nombre des bulbes pennigères.

Courbe de la densité relative: 1re série ———————————
» » » » 2e série - - - - - - - - - - - - - - - -
» » » » 3e série - . - . - . - . - . - . - . - . - .

TABLEAU 3.

Densité relative du nombre des ébauches durant la période embryonnaire pour une surface de 25 mm^2 observée dans la région initiale de chaque centre.

Stades	Durée d'incubation (jours)	Centre dorsal postérieur			Centre dorsal antérieur			Centre du bassin			Centre scapulaire			Centre tibio-fémoral			Centre abdominal			Centre pectoral			Centre sus-oculaire			Centre alaire		
		1*	2*	3*	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	2	3	1	2	3	1	2	3
1 *a*	12½	6			24			13																				
1 *b*	13½	40			48			32			13																	
2 *a*	14½	56			80			85			52			42			90			80			80			25		
2 *b*	15½	130			200			115			85			70			160			175			120			48		
3 *a*	16	220			280			260			100			90			300			240			145			58		
3 *b*	17	140	175		260	250		160	230		140	70		90	130		270	20		220	15		160			78		
3 *c*	18	140	270		160	290		120	270		140	280		80	150		250	300		210	270		120	100		95		
3 *d*	19	130	190		160	300		110	270		120	350		65	160		230	400		210	360		95	200		180	20	
4 *a*	21	80	170		140	280		100	280		120	350		60	220		200	400		200	400		80	200		190	100	
5 *a*	22	80	170	100	120	200	120	100	220	200	95	285	120	70	250	120	200	300	200	200	400	200	75	160	140	180	350	50
5 *b*	23	80	170	160	100	200	200	90	180	270	90	270	180	70	250	150	120	300	250	150	350	300	70	140	140	150	350	150
5 *c*	24	50	150	160	70	140	210	45	110	270	70	240	140	70	200	240	100	150	220	80	200	210	60	120	120	100	300	300
5 *g*	29	20	120		30			25	100		40			50	200		45			30			35			60		

3. Même si les deux premières conditions sont réalisées, il n'est pas encore certain que la 2e série paraisse. En effet, même si les ébauches pennigères de la 1re série sont suffisamment espacées les unes des autres, et si ces ébauches atteignent le stade papillaire précoce, on observe, en général, que la zone dans laquelle débute la formation de la 2e série se trouve dans le voisinage immédiat d'une région déjà envahie par la 2e série. Ce fait pourrait s'exprimer de la manière suivante: Tandis que la progression de la 1re série est uniquement et nettement centrifuge, la 2e série, elle, aura tendance à envahir les centres les uns à la suite des autres, surtout de l'arrière vers l'avant. Par conséquent, en ce qui concerne l'extension de la 2e série chez *Catharacta*, les résultats de mes observations ne s'accordent point avec ceux de Gerber (chez *Gallus*, *Vanellus*, *Sterna* et *Larus*) qui écrit (p. 247): « Die Ausbreitung der 2. Folge geht ebenfalls, wenn auch in rascherer Weise, zentrenmässig vor sich ».

Cependant la remarque de Gerber dans la description du c.v. (p. 252) « zugleich ist die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her bis zum Scheitelzentrum vorgedrungen » laisse toutefois supposer que la progression de la 2e série peut se réaliser d'une manière différente que l'extension centrifuge, ce qui est bien le cas chez *Catharacta skua*.

Pendant que la densité de la 1re série diminue, en général, dès le stade 3 *a*, d'une manière continue, celle de la 2e série augmente en même temps jusqu'à un maximum que j'ai observé du stade 3 *c* à 5 *a* y compris, pour la plupart des centres. Ensuite la densité relative de la 2e série diminue également. Quant au développement individuel des ébauches, les deux séries manifestent une complète indépendance l'une vis-à-vis de l'autre. En ceci, je suis d'accord avec Gerber qui écrit: « Im übrigen ist für die Ausgestaltung der Anlagen eine weitgehende Unabhängigkeit zu beobachten ». Tandis que, me basant sur les observations faites chez *Catharacta*, je me permets de n'être point tout à fait du même avis lorsqu'il écrit que cette indépendance persiste encore « für die Verteilung der Anlagen » (p. 302). Comment peut-il alors expliquer la disposition des ébauches de la 2e série par rapport à celles de la 1re, telle qu'il l'indique lui-même dans les deux figures 13 et 24 *a* ?

Si, d'une part, la 3e série, quant à la position des ébauches,

est complètement indépendante de celle de la 2e, il semble toutefois que son apparition coïncide, en général, avec une diminution sensible du nombre des ébauches de la 2e série (à surface égale). En tout cas, dans la plupart des centres, cette 3e série n'apparaît que lorsque la densité relative maximale des bulbes pennigères de la 2e a été dépassée.

C. Rapports de symétrie.

En décrivant la ptérylose embryonnaire du c.d.p., du c.d.a., du c.v., du c.abd. et du c.p., j'ai eu soin d'indiquer (dès le stade 5 *a*) quelle était la position occupée par la 3e série sur les bourrelets folliculaires de la première. Ces indications nous sont des plus utiles pour déterminer ce que Holmes (1935) et Gerber (1939) ont appelé les rapports de symétrie.

Tous les dessins du stade 5 *a*, et en particulier les fig. 8 et 26, permettent de conclure qu'à l'intérieur de chaque centre, la 3e série occupe, dès le début de son développement, une situation bien déterminée. Ainsi, dans la partie droite du c.d.p., la plupart des ébauches de la 3e série sont situées à gauche sur les bourrelets folliculaires, et dans la partie gauche du même centre, à droite; leur position est donc symétrique par rapport à un axe imaginaire séparant le centre en deux zones se faisant face. Le plus souvent, cet axe imaginaire se trouve, soit sur la rangée d'ébauches de la 1re série apparues en premier lieu (c.d.p.), soit parmi les rangées initiales, donc de première venue (ainsi dans le c.b. et le c.v.).

CHAPITRE IV

SUR LA CROISSANCE DU TÉGUMENT

A. Croissance en général.

En parcourant les diverses études relatives au développement de la ptérylose, il est étonnant de constater combien rares sont les indications concernant la croissance en surface de la peau. A part Gerber qui touche incidemment à ce problème, lors de l'apparition de la 2e série (p. 247) et donne quelques graphiques (p. 263-4)

des rapports existant entre la croissance en longueur de certains centres et le nombre des ébauches, aucun autre auteur, à ma connaissance, ne signale les étapes caractéristiques de cette croissance au cours de la période embryonnaire. Gerber ne nous indique au fond que la croissance longitudinale de certains centres sans tenir compte du développement en surface. D'ailleurs, il avoue que

Tableau 4.

Diminution en pour cent de la densité relative des ébauches de la première série dès le stade 3 a.

ades	C.d.p.		C.d.a.		C.b.		C.abd.		C. pect.		C.v.		Diminution moyenne
	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	
3 *a*	220		280		260		300		240		145		
3 *b*	140	36,3	260	7,1	160	38,4	270	10	220	8,3	160		20%
3 *c*	140	0	160	38,4	120	25	250	7,4	210	4,5	120	25	16,7%
3 *d*	130	7,1	160	0	110	8,3	230	8	210	0	95	20,8	7,3%
4 *a*	80	38,4	140	12,5	100	9	200	13	200	4,8	80	16,6	15,7%
5 *a*	80	0	120	14,3	100	0	200	0	200	0	75	6,2	3,4%
5 *b*	80	0	100	16,6	90	10	120	40	150	25	70	6,6	16,3%
5 *c*	50	37,5	70	30	45	50	100	8,3	80	46,6	60	14,3	31,1%
5 *g*	20	60	30	57,1	25	33,3	45	55	30	62,5	35	41,6	51,6%

la détermination de la surface de chaque centre est pratiquement difficile à réaliser. Cependant, malgré les difficultés, j'en ai fait l'essai en procédant de la manière suivante:

Puisque déterminer exactement toute la surface d'un centre quelconque est pour ainsi dire impossible, surtout si l'on tient compte de la concavité ou de la convexité de certaines zones, j'ai découpé dans un papier suffisamment résistant une figure carrée de 5 mm. de côté intérieur en ne laissant subsister que des bords étroits, de telle sorte que j'avais à ma disposition un petit grillage à une seule maille dont la surface était exactement de 25 mm². Ce grillage a été appliqué, à chaque stade observé et décrit, toujours sur la même zone de chacun des centres à contrôler, dans la mesure du possible, là où le développement de la 1re série avait débuté (donc dans la zone initiale du centre). Cette méthode a été appliquée à tous les centres à l'exception du c.c. dont la surface réduite per-

mettait un contrôle complet du centre. Il est évident que ce procédé n'est pas complètement exempt d'erreurs (en particulier, parce que, sous l'influence du liquide conservateur, certains embryons ont pu se contracter un peu plus que d'autres), il m'a donné toutefois la possibilité d'établir un certain nombre de faits intéressants. Les résultats numériques enregistrés pour chaque centre et chaque série sont indiqués dans le tableau 3. Les graphiques en résultant (fig. 29) nous montrent l'allure générale de l'augmentation, puis de la diminution des bulbes pennigères à l'intérieur de chaque zone choisie. Mon procédé a en outre l'avantage de faciliter une comparaison exacte entre les diverses régions, de constater en particulier les zones où l'accroissement superficiel est plus rapide ou plus lent, en un mot d'établir si les différentes régions de l'embryon subissent un accroissement proportionnel ou non.

1. *Comparaison entre les diverses régions de l'embryon.*

Si, pour une surface donnée de 25 mm², j'exprime en pour cent la diminution des ébauches, à partir du stade 3 *a* et 3 *b* jusqu'à 5 g., j'obtiens les chiffres suivants:

Diminution de la densité relative des ébauches.

Dès 3 a		Dès 3 b	
c.d.p.	90,9%	c.v.	78,1%
c.d.a.	89,3%	c.s.	71,4%
c.b.	90,3%	c.t.f.	66,6%
c.abd.	86,6%	c.al.	68,4%
c.p.	85,4%		
Moyenne:	88,5%	Moyenne:	71,1%

Les centres, dans lesquels la diminution de la densité relative des bulbes pennigères est la plus forte, étant le c.d.p., le c.d.a., le c.b., il en résulte que ce sont ces mêmes centres qui font preuve de la croissance en surface la plus considérable. Puis viennent les c.abd., c.p., le c.v. et enfin les autres centres.

La diminution moyenne, dans les centres considérés dès le stade 3 *a*, est de 88,5%; pour les autres, dès le stade 3 *b*, de 71,1%.

La différence entre la diminution de densité relative pour les centres considérés dès 3 *a* et ceux observés dès 3 *b* est de 17,4%.

C'est la surface des centres principaux: c.d.p., c.d.a., c.b. qui grandit le plus considérablement et ce, jusqu'aux derniers stades. Ceux-ci occupent les surfaces dorsales et latérales de l'embryon, c'est-à-dire celles qui, au cours de toute la période embryonnaire, manifestent, à première vue, une extension plus ample et plus prononcée.

Les centres à croissance plus faible sont les c.abd., c.p., c.v., c.s., c.t.f., c.al. localisés dans la région ventrale, céphalique ou sur les extrémités elles-mêmes. Comparé au premier, ce deuxième groupe se développe donc proportionnellement moins rapidement. Faut-il considérer ce fait en connexion avec la courbure dorsale qui est une des caractéristiques du développement embryonnaire des vertébrés ?

2. *Durant l'incubation, y a-t-il des périodes de croissance plus intense ?*

Ayant calculé en pour cent, la diminution moyenne des ébauches intervenue dès le stade 3 *a* dans les principaux centres: c.d.p., c.d.a., c.b., c.abd., c.p. et c.v., j'obtiens les valeurs suivantes (voir tableau 4):

entre	les	stades	3 *a*/3 *b*	(16-18 jours):	20%
»	»	»	3 *b*/3 *c*	(18-19 » :	16,7%
»	»	»	3 *c*/3 *d*	(19-20 » :	7,3%
»	»	»	3 *d*/4 *a*	(20-21 » :	15,7%
»	»	»	4 *a*/5 *a*	(21-23 » :	3,4%
»	»	»	5 *a*/5 *c*	(23-24 » :	31,1%
»	»	»	5 *c*/5 *g*	(24-29 » :	51,6%

Si je représente graphiquement cette diminution à partir du stade 3 *a*, la courbe aura l'aspect général indiqué dans la figure 30.

Au cours de la période embryonnaire, à partir du stade 3 *a* (16 jours), on observe, dès le moment où la 2e série apparaît, une croissance plus intense de la surface, puis on assiste à un ralentissement marqué de ce développement superficiel, suivi bientôt d'une légère augmentation passagère (vers le 20e jour d'incubation), et enfin, une intensité croissante se manifeste à nouveau,

en particulier entre le 22e et le 23e jour, au moment où la 3e série prend son départ.

3. *Le phénomène de la croissance est-il en corrélation avec d'autres constatations faites au cours de cette étude ?*

Au cours de la description de la ptérylose, j'ai signalé que, dès le stade 3 *b*, la croissance plus rapide de certaines ébauches de

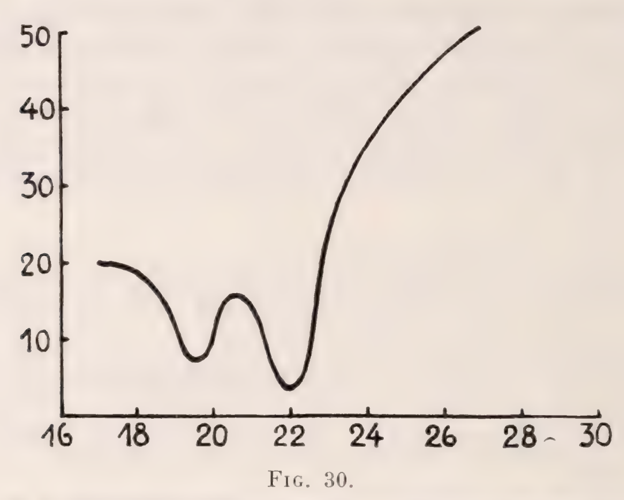


Fig. 30.

Graphique de la diminution moyenne en pour cent du nombre des ébauches dès le stade de dix-sept jours. En abscisse: jours d'incubation; en ordonnée: les divers pourcentages.

la 2e série me permet de distinguer deux types *a* et *b* dans les centres c.d.p., c.b. et en partie dans c.d.a. Or, il importe de remarquer que c'est précisément dans ces mêmes centres que la croissance superficielle est la plus prononcée. Il semble donc que les deux types de la 2e série ne peuvent se différencier que là où l'espace libre entre les ébauches de la 1re série dépasse une certaine valeur minimale. Selon Gerber (p. 262), cette distinction de la 2e série se rencontrerait en outre dans le c.v. de *Larus ridibundus*, ce qui ne doit point nous surprendre, puisque, même dans *Catharacta*, ce c.v., vu les pourcentages indiqués plus haut, fait partie d'une région à croissance de peu moins intense que les c.d.p. et c.d.a. D'après Gerber, chez *Sterna*, la différenciation en deux types *a* et *b* ne se rencontre que dans le c.t.f.

B. Croissance et enfoncement de la deuxième série au cours de la période embryonnaire.

Au cours de la description de la ptérylose embryonnaire (chap. II), j'ai fait observer que la 2e série, dès le stade 5 *c*, et pour les centres: c.c., c.d.a., c.s., c.abd., c.p., c.al., c.v., manifeste une tendance (qui lui est particulière) à disparaître de la surface du tégument et, immédiatement avant l'éclosion, elle est complètement invisible. A ce phénomène (observé déjà par Gerber et Broman, 1941), propre d'ailleurs aux 2e et 3e séries, on a donné le nom d'« enfoncement » (« Einsenkung », « Einwachsen »), terme préférable à ceux de « réduction » ou de « régression » employés de temps à autre par les mêmes auteurs.

Durant la période d'incubation de *Catharacta skua*, d'une durée de 28-30 jours, la 2e série apparaît vers le 16e jour, grandit jusque vers le 23e, puis s'enfonce dans le derme au moins jusqu'à l'éclosion. Cette 2e série passe donc par deux phases successives: 1° une phase de croissance et 2° une phase d'enfoncement.

1. *Les caractéristiques de la phase de croissance.*

Comme les ébauches pennigères de la 1re série, celles de la 2e débutent par une protubérance précoce. Par prolifération intensive des cellules du derme, et spécialement de celles du *stratum papillare*, celui-ci s'est épaissi à intervalles régulièrement disposés à la surface du tégument. Peu à peu, apparaît en relief, une papille cutanée, recouverte d'une mince couche d'épiderme ou epitrichium; celui-ci protège une proéminence du corium aux noyaux très abondants.

Durant quelques jours, les ébauches conservent un aspect plus ou moins sphérique (fig. 31), toutefois, leur base commence à se rétrécir faiblement. Puis ces protubérances grandissent, s'allongent et s'inclinent légèrement vers l'arrière. Dans le voisinage même des ébauches, l'épiderme reste mince, alors qu'il a tendance à s'épaissir dans les intervalles séparant les papilles plumeuses. En même temps, le corium devient plus profond: dès le stade 5 *a*, il a doublé et triplé d'épaisseur. Dans la mesure où les ébauches s'allongent jusqu'au stade papillaire précoce ou avancé, la partie basale entre en contact plus étroit avec la région centrale du corium ou *stratum reticulare*; on aperçoit un réseau de fins filaments contenant de nombreux noyaux. Les filaments et leurs ramifications basales

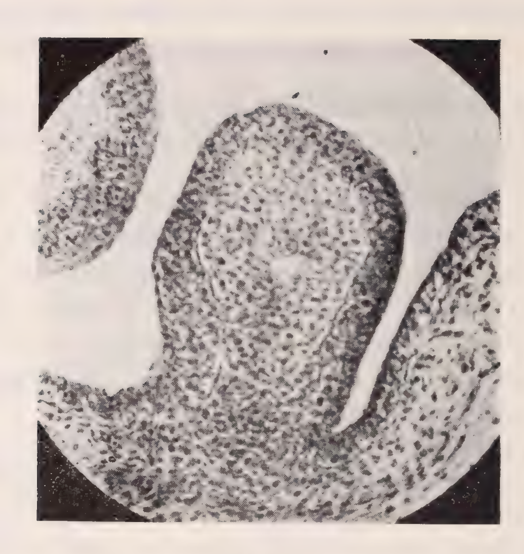


Fig. 31.
Ebauche d'une plume de la 2e série. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).



Fig. 32.
Stade initial de l'enfoncement d'une ébauche de la 2e série. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).

donnent une apparence plus compacte à la texture du corium. L'emplacement de chaque ébauche de la 2e série est marqué par une fossette, sans cependant que le pourtour forme un véritable bourrelet circulaire, tel qu'on l'observe dans la croissance de la 1re série.

Durant cette phase de croissance, l'épithélium corné reste peu épais, alors que la matrix ou couche de Malpighii joue

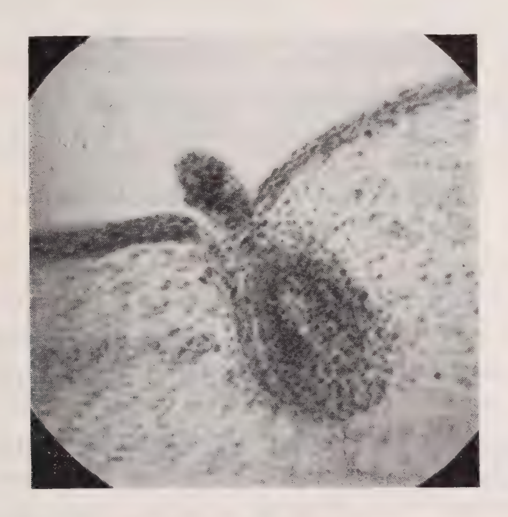


Fig. 33.
Ebauche de la 2e série vers la fin de l'enfoncement. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).

le rôle essentiel. Quant au corium, il forme la partie centrale ou pulpa de l'ébauche plumeuse.

Les caractéristiques de cette phase de croissance sont les suivantes:

a) la prolifération intensive de la couche dermique et du corium;

b) le contact étroit entre la partie basale des ébauches et la zone réticulaire du corium.

2. *Les caractéristiques de la phase d'enfoncement.*

Dès le stade 5 *c*, toutes les ébauches de la 2e série, sans aucune exception, manifestent un certain ralentissement de croissance. Dans les centres où on ne peut distinguer les types *a* et *b*, seules,

quelques ébauches de la 2e série passent au stade papillaire avancé, tandis que les bulbes pennigères des types *a* et *b* se trouvant dans les c.d.p., c.b., c.t.f. continuent à grandir normalement, c'est-à-dire passent au stade filiforme.

Dans tous les autres centres, à partir de ce stade, le pourtour de la base des ébauches commence à se creuser et finit par donner naissance à une petite excavation ou fossette épidermique circulaire. Dans la mesure où celle-ci s'approfondit, on observe la genèse d'un follicule plumeux (fig. 32). Les ébauches, elles-mêmes, examinées au stéréomicroscope, semblent se rapetisser, car, ayant cessé de s'allonger et la fossette épidermique ayant continué de s'approfondir, elles s'enfoncent peu à peu à travers l'épiderme (fig. 33).

Au fur et à mesure que la partie basale renflée des ébauches s'enfonce, les parois du follicule se rapprochent insensiblement en les recouvrant; les bulbes pennigères sont comme engloutis par l'épiderme et au moment de l'éclosion, seule la partie distale effilée des ébauches dépassera encore légèrement la surface du tégument, pour disparaître totalement à son tour. Dès après l'éclosion, seule une série de coupes minces permet de déterminer exactement l'emplacement des ébauches à l'intérieur du corium, et leur position par rapport aux bulbes pennigères de la 1re série.

Les caractéristiques de la phase d'enfoncement sont donc:

a) le ralentissement marqué de la croissance des ébauches;

b) la formation d'une fossette épidermique qui se transforme en follicule plumeux;

c) la disparition complète des ébauches entières à l'intérieur de la couche du corium.

DEUXIÈME PARTIE : L'OSSIFICATION.

CHAPITRE PREMIER

PROCESSUS DE L'OSSIFICATION

Les documents, employés à l'étude du processus de l'ossification selon la méthode de SPALTEHOLZ modifiée par KELLER, sont les suivants:

Pour la période embryonnaire (voir tableau 1, page 10):

1er Stade: les embryons Nos 1 *a* et 1 *b*,
2e » » » » 2 *a* et 2 *b*,
3e » » » » 3 *a* et 3 *c*,
4e » » » » 4 *a*,
5e » » » » 5 *c*, 5 *f* et 5 *g*.

Pour la période postembryonnaire:

6e Stade: les embryons Nos 6 *a* et 6 *b*.

Dans ce premier chapitre, je m'attacherai uniquement à donner la description détaillée des centres ou îlots d'ossification apparaissant dans les diverses parties du squelette.

1. OSSIFICATION DU CRÂNE.

Squamosal. Chez *Catharacta skua*, l'ossification du squamosal apparaît vers le 13e jour d'incubation sous la forme d'une petite pièce osseuse triangulaire. Ayant pris l'aspect d'un croissant aux branches arrondies (vers le 14e jour), il s'accroît en direction du vertex, se rétrécissant à mesure qu'il se rapproche du frontal (fig. 34 *a*). C'est vers le 19e jour que s'établit la jonction avec le frontal, tout d'abord par une étroite banderole et dès le stade de 21 jours (fig. 34 *d*), il se loge dans une échancrure du frontal. Au terme de l'incubation, la soudure entre le squamosal et le frontal est parfaitement réalisée. Le squamosal est avec le quadratojugal le premier des os de la boîte crânienne à s'ossifier. Quelque temps après l'éclosion (stade 6 *b*), il commence à entrer en contact avec le pariétal, le carré et l'exoccipital (fig. 34 *g*).

Os carré. — Cet os qui joue un rôle important pour la liaison entre la boîte crânienne et la mandibule inférieure (articulation quadrato-articulaire) ne présente un centre d'ossification que vers le 19e jour d'incubation, c'est-à-dire au moment où ses voisins entre lesquels il établit le lien, sont déjà, en bonne partie, ossifiés (fig. 34 *c*). A propos du carré, il convient de relever l'erreur de Stresemann (Handbuch der Zoologie par Kükenthal, 1934) qui, d'abord, range cet os parmi les éléments membraneux du palatoquadratum, et ensuite, quelques pages plus loin, admet une phase cartilagineuse. Selon son mode d'ossification (manchette osseuse dans sa partie centrale), le carré rentre dans la catégorie des os de cartilage. Les premiers îlots d'ossification débutent dans le voisinage du squamosal: ossification tubulaire. Peu à peu, cette ostéogenèse progresse en direction du quadratojugal et enfin, dans le sens du processus orbitalis (fig. 34 *d-g*).

Pariétal. — Le début de l'ossification du pariétal est caractérisé par la présence de plusieurs îlots osseux (vers le 23e jour). On peut observer, en effet, que les diverses travées osseuses partant de plusieurs secteurs des bords inférieurs se rejoignent dans la partie centrale. Dès ce stade, les travées initiales restent visibles du fait de leur structure rayonnante, mais vu leur complexité, elles ne peuvent être dessinées (fig. 34 *e*).

Supraoccipital. — Cet os impair, qui occupe exactement la bordure médiane dorsale du trou médullaire, s'ossifie avant le pariétal vers le 21e jour (fig. 34 *d*). Le supraoccipital de *Catharacta skua* se distingue de celui observé chez *Gallus* par Schinz et Zangerl, du fait qu'il provient d'une seule ébauche osseuse, au lieu de deux.

Exoccipital. — Le point de départ de son ossification est représenté par une plaquette plus ou moins quadrangulaire disposée de part et d'autre du basioccipital (fig. 34 *b*). Cet îlot osseux progresse en particulier dans le sens transversal. Quant au bord postérieur, il limite le foramen magnum; le bord antérieur, lui, entre en contact avec le basitemporal (fig. 34 *e-g*). L'ossification débute déjà vers le 16e jour. Quant au condyle occipital lui-même, il résulte de la soudure caudale du basioccipital et d'une petite portion de l'exoccipital.

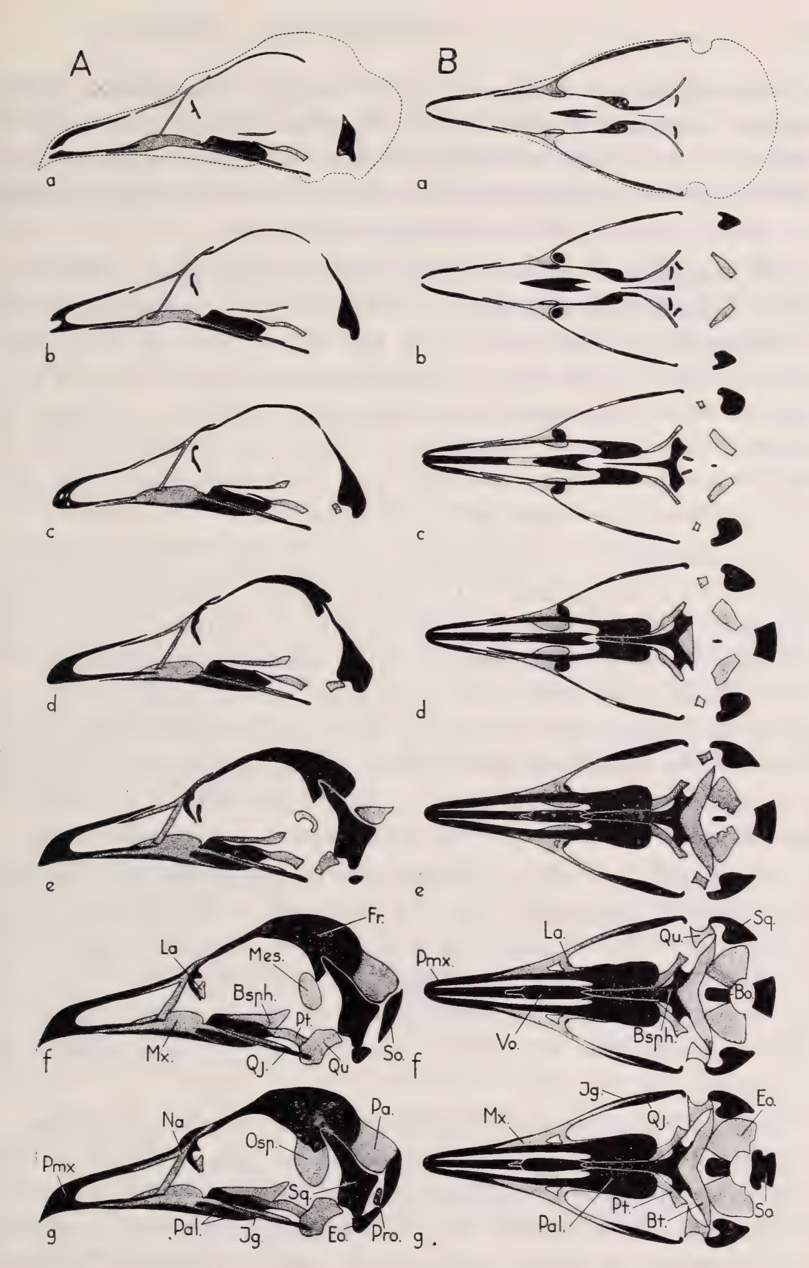


FIG. 34. *Ossification.*

Dessins schématiques du processus de l'ossification du crâne. A) Vue latérale; B) Vue ventrale. *a*) stade 2 *b*, le pointillé indique le pourtour définitif du crâne pris dans le stade 5 *g*; *b*) stade 3 *a*; *c*) stade 3 *c*; *d*) stade 4 *a*; *e*) stade 5 *f*; *f*) stade 5 *g*; *g*) stade 6 *b*. Bo = basioccipital; Bsph = basisphénoïde; Bt = basitemporal; Eo = exoccipital; Fr = frontal; Jg = jugal; La = lacrymal; Mes = mesethmoïde; Mx = maxillaire; Na = nasal; Pal = palatin; Pa = pariétal; Pmx = prémaxillaire; Pro = paraoccipital; Pt = ptérygoïde; Qj = quadratojugal; Qu = carré; So = supraoccipital; Sq = squamosal; Vo = vomer.

Basioccipital. — Il apparaît sous la forme d'une petite lamelle ovalaire exactement placée dans le plan médian (fig. 34 *c*), à l'avant du trou occipital (18e jour). Ce n'est que vers le 10e jour après l'éclosion qu'il est entré en contact avec l'exoccipital, mais non encore avec le basitemporal (fig. 34 *g*).

Basitemporal. — Deux petites lamelles oblongues, placées de part et d'autre du plan médian, représentent les premières ébauches du basitemporal vers le 16e jour (fig. 34 *c*). Celles-ci se soudent bientôt entre elles et avec le basisphénoïde (fig. 34 *d*). Puis les parties latérales s'accroissent et prennent la forme d'un grand V largement ouvert vers l'arrière (fig. 34 *e-g*). Les deux branches de ce V finissent par entrer en liaison avec l'os carré et occupent ainsi une position transversale à l'axe longitudinal.

Basisphénoïde. — Il provient de trois ébauches osseuses isolées: d'abord d'un îlot impair antérieur, à l'aspect d'une alêne placée exactement dans le plan médian (ébauche du rostrum), et de deux centres pairs dont l'antérieur se forme avant le postérieur (fig. 34 *a* et *b*). Ils se soudent premièrement entre eux au stade de 19 jours, puis avec le rostrum lui-même (fig. 34 *c*). Ces deux îlots postérieurs forment, avec le basitemporal, ce que la plupart des auteurs appellent la plaque basitemporale. Dans les stades suivants, il est difficile de distinguer la limite entre le basisphénoïde et le basitemporal.

Ptérygoïde. — C'est un des éléments de membrane dont l'ossification initiale commence parmi les premières, c'est-à-dire au stade de 14 jours. Il a d'abord la forme d'une baguette légèrement incurvée (fig. 34 *a*), dont la partie postérieure renforcée s'appuie, dès le 28e jour, sur l'ossification de l'os carré et dont la partie antérieure, épaissie elle aussi, s'applique sur la face supérieure du palatin (fig. 34 *e-g*).

Palatin. — Apparent vers le 14e jour, cet élément de membrane a la forme d'une plaquette osseuse plus ou moins ovalaire munie à l'avant et à l'arrière de prolongements effilés (fig. 34 *a*). Au cours du processus d'ossification, le prolongement postérieur, touchant au ptérygoïde, est peu à peu absorbé par la plaquette centrale qui s'étale latéralement (fig. 34 *c*). La pointe antérieure conserve une forme élancée; dès le 18e jour, elle s'est allongée jusque dans le voisinage du prémaxillaire (fig. 34 *c-g*). Dès le stade de 18 jours, la partie étalée du palatin porte un sillon longitudinal très pro-

noncé; ce dernier forme, pour une bonne part, la charpente osseuse supérieure de la bouche. Sur les côtés externes, le palatin se soude aux apophyses palatines du prémaxillaire. Entre les deux prolongements effilés antérieurs de chaque palatin, plus ou moins écartés l'un de l'autre, trouve place le vomer.

Vomer. — Bien que SCHINZ (1937) ait omis de décrire l'ossification du vomer de *Gallus domesticus*, de *Columbia livia* et de *Podiceps cristatus*, il n'en existe pas moins chez la plupart des oiseaux (*Handbuch der vergl. Anatomie*, Bd. IV, page 826). Chez *Catharacta skua*, selon les documents à ma disposition, il n'est pas possible de déterminer si l'ébauche osseuse du vomer est paire ou non. Au stade de 15 jours, il revêt l'aspect d'un fuseau étroit muni d'une forte échancrure à l'arrière; celle-ci subsistera et s'appliquera à la pointe antérieure du rostrum parasphénoïdale (fig. 34 *a-g*). Dès le stade de 16 jours, il s'allonge et s'élargit tout en conservant sa forme typique de toit au faîte dirigé vers la cavité buccale et dont les versants s'écartent, de part et d'autre du septum interorbitale.

La position du vomer qui, à l'arrière, embrasse la pointe antérieure du rostrum parasphénoïdale et à l'avant, se termine en une pointe libre, nous fait ranger *Catharacta skua* dans la catégorie des oiseaux à crâne schizognathe.

Quadratojugal. — Le développement osseux de cet élément membraneux commence sous l'aspect d'une lamelle effilée; sa partie postérieure s'enfle petit à petit à son extrémité aborale et entre en contact avec le carré avec lequel il s'articulera au moyen de ce renflement postérieur. Vers la fin de la période d'incubation, le quadratojugal, le jugal, l'apophyse zygomatique du maxillaire se soudent étroitement l'un à l'autre pour former une longue baguette, bordant la mâchoire supérieure (fig. 34 *a-g*).

Jugal. -- Cet élément membraneux apparaît un peu plus tard que le précédent (15e jour); il s'agit d'un os reliant le quadratojugal et l'apophyse zygomatique du maxillaire. Dans les exemplaires à ma disposition, il s'ossifie presque sur toute sa longueur au même moment.

Maxillaire. — Au départ de l'ossification, le maxillaire porte trois branches. De ces trois apophyses, la première, dirigée vers l'avant du bec, forme avec la branche postérieure, vue de côté, un angle largement obtus (fig. 34 *a-g*), tandis que la troisième,

beaucoup plus courte, se soude presque perpendiculairement aux deux autres à leur point de rencontre, et entre en contact avec le nasal. Chez *Catharacta skua*, le maxillaire devient, une des pièces maîtresses de la charpente ossifiée de la base du crâne. En effet, sur sa partie centrale renflée et élargie, viennent s'appuyer les apophyses maxillaires du prémaxillaire, du nasal et du palatin. Durant l'ossification, c'est en particulier l'apophyse palatine du maxillaire qui, unie au palatin, forme une surface importante du palais.

Prémaxillaire. — Son ébauche osseuse est paire et, au stade de 14 jours, seule existe la branche inférieure (apophyse maxillaire) encore isolée à l'extrême pointe du bec. Dans l'embryon de 15 jours (fig. 34 *a*), la branche supérieure (apophyse frontale) est visible et enfin, dès le stade de 18 jours, sur le côté interne de chaque branche inférieure, se forment les apophyses palatines (fig. 34 *c-g*). Les apophyses frontales, qui se glissent entre les nasaux et les couvrent en partie, forment des lamelles osseuses de faible épaisseur, qui entrent en liaison avec les frontaux.

Nasal. — Les premiers centres osseux se trouvent sur la branche maxillaire au stade de 14 jours. Au stade suivant, l'apophyse prémaxillaire s'est formée; le nasal vu de côté prend alors l'aspect d'un grand V dont le sommet s'appuie sur le frontal (fig. 34 *a*). Les deux branches du V s'épaississent et rejoignent l'une, la partie renflée centrale du maxillaire et l'autre, la branche dorsale du prémaxillaire (fig. 34 *b-g*). C'est cette disposition et cette conjonction du prémaxillaire et du nasal qui formeront l'ouverture nasale. Dès le stade de 24 jours, le nasal se soude au lacrymal pour édifier la paroi antérieure de l'orbite (fig. 34 *e-g*).

Lacrymal. — Il devient visible après le nasal, vers le 15e jour (fig. 34 *a*). Il s'agit d'un petit os, peu allongé, légèrement recourbé en forme semi-lunaire et dont le croissant inférieur se dirige vers le septum interorbitale. Il se soude au nasal, puis au frontal et enfin à l'ethmoïde (fig. 34 *e-g*).

Frontal. — Les frontaux occupent la majeure partie supérieure de la boîte crânienne. D'abord, ce sont les parties inférieures antérieures qui s'ossifient, vers le 15e jour (fig. 34 *a*). Partant de l'arête supérieure de l'orbite, l'ossification gagne peu à peu le sommet du crâne. A l'arrière, le frontal se soude d'abord au squamosal (fig. 34 *c*);

à l'avant, au nasal; puis au lacrymal, au pariétal et à l'alisphénoïde. Dès le stade de 21 jours, l'ossification descend du côté du septum interorbitale pour former la paroi supérieure rentrante de l'orbite (fig. 34 *d-g*).

Sclérotique. — Ce n'est que bien tardivement, vers le 24e jour, que l'anneau sclérotique devient ossifié. Il compte en tout 15 subdivisions nettement visibles. (Voir sa position sur le schéma général, fig. 35).

2. Mandibule inférieure et os hyoïde.

Parmi les éléments membraneux de la mandibule inférieure, le *surangulaire* est le premier à s'ossifier vers le 14e jour. Il a l'aspect d'une petite lamelle mince, au contour irrégulier, placée à l'arrière de la mandibule inférieure. Il grandit ensuite, en particulier vers l'avant, en formant une sorte de figure quadrangulaire au pourtour plus ou moins net. Il ne se soude à l'angulaire que vers le 24e jour.

La première zone ossifiée de l'*angulaire* (15e jour) forme une fine aiguille, située à la base inférieure du cartilage de Meckel. Peu à peu, il devient une gouttière ouverte vers le haut et qui finit par englober toute la partie postérieure du cartilage de Meckel.

Quant au *dentaire*, sa première ébauche ossifiée apparaît au même moment que celle de l'angulaire. Dans la région externe antérieure du cartilage de Meckel, quelques îlots osseux de peu d'étendue et encore faiblement rattachés les uns aux autres deviennent visibles (15e jour). Le dentaire s'étend ensuite en direction de la symphyse de la mandibule inférieure tout en s'élargissant et s'épaississant. Au moment de l'éclosion, le dentaire est de beaucoup le plus solide et le plus important des éléments osseux de la mandibule inférieure, mais il n'est encore que légèrement en contact avec le surangulaire; seule la conjonction avec l'angulaire et l'operculaire est bien établie.

Vers la partie antérieure interne du cartilage de Meckel se développe une plaquette osseuse de structure très fragile et ténue (15-16e jour), c'est l'*operculaire*. Celui-ci se fortifie et grandit latéralement; il recouvre ainsi la zone antérieure interne du cartilage. Avant de se souder au dentaire, il entre en contact avec le *complé-*

mentaire, dont l'ossification débute le même jour. Ce dernier occupe la partie postérieure interne du cartilage. Peu de jours après, le 21e jour, la lamelle osseuse du complémentaire se soude à l'angulaire.

Quant au *cartilage de Meckel* lui-même, il s'ossifie par ses deux extrémités antérieures et postérieures, les seules encore visibles, car toute la partie externe du cartilage est recouverte par les éléments ossifiés décrits ci-dessus. A l'avant, directement dans le voisinage de la symphyse, mais légèrement plus haut que le dentaire, on aperçoit le *mentomandibulaire*. A l'arrière, l'élément cartilagineux de Meckel forme l'*articulaire* où les premiers îlots osseux apparaissent au terme de l'incubation, sur la face supérieure de l'apophyse articulaire interne.

Au moment de l'éclosion, les os de membrane de la mandibule inférieure ont si bien enrobé le cartilage de Meckel que celui-ci n'est plus visible. Seul, le mentomandibulaire, qui s'est soudé au dentaire, peut encore être observé, alors que l'articulaire, au moins dans sa partie ossifiée, est encore complètement isolé du surangulaire et de l'operculaire. (Pour les éléments osseux externes de la mandibule inférieure, voir fig. 35.)

Os hyoïde. — Durant la période d'incubation, les seuls éléments de l'os hyoïde présentant un début d'ossification sont les Cornua branchialia I ou, comme certains auteurs les dénomment, les Ceratobranchialia. Les deux branches s'ossifient comme des os longs, d'abord vers le milieu de leur longueur, sous la forme d'une manchette périostique, ouverte aux extrémités. Ces centres d'ossification deviennent visibles au stade de 16 jours, mais jusqu'au terme de la couvaison, la croissance de cette manchette ne dépassera point le bord antérieur du corpus hyale (élément central) de l'os hyoïde. Les divers autres éléments de l'os hyoïde ne passeront donc de la phase cartilagineuse à la phase osseuse qu'après l'éclosion.

3. Ossification de la colonne vertébrale (voir tableau 5).

Nous ne considérons opportunément comme vertèbres cervicales que celles portant des costapophyses. D'après Kälin et Keller (1946), on nomme ainsi une apophyse, représentant une côte, fusionnée avec la vertèbre correspondante.

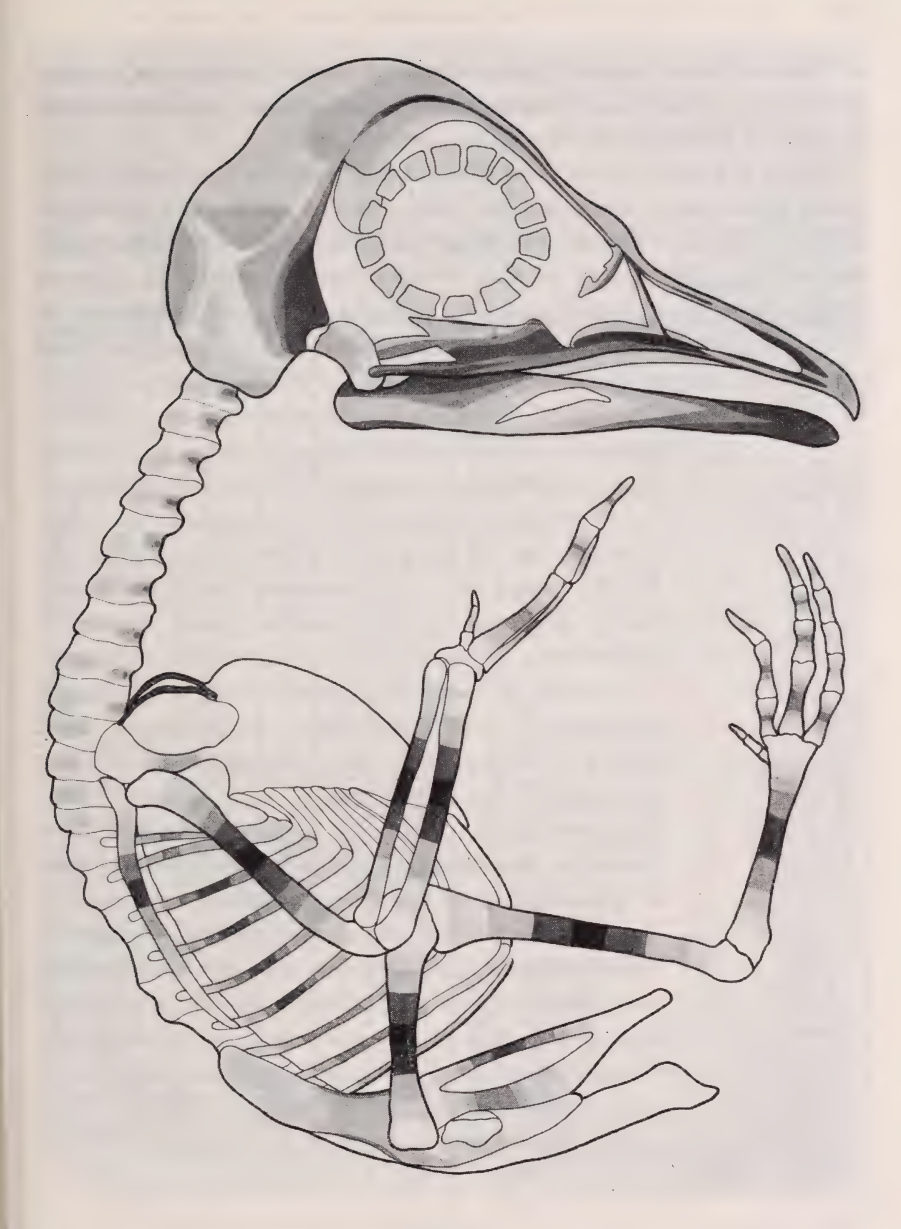


Fig. 35.

Schéma général de l'extension progressive de l'ossification jusqu'au stade 5 *f*. Les surfaces les plus foncées indiquent les zones où les premiers îlots d'ossification paraissent; les surfaces en grisaille, celles où les centres d'ossification se présentent en dernier lieu. Les surfaces en blanc sont encore cartilagineuses. Pour la colonne vertébrale, seuls sont indiqués les îlots ventraux et latéraux de la région cervicale (agr. env. 3-4 ×).

La vertèbre, faisant immédiatement suite à celles qui portent des vraies côtes (car elles touchent le sternum), est considérée comme la première de la région lombo-sacrale.

C'est à partir du 16e jour d'incubation (stade 3 *a*) que les premiers îlots osseux apparaissent tout d'abord sur le côté dorsal du corps vertébral *(corpus vertebrae)* dans les onze vertèbres antérieures. De plus, de la 5e à la 9e vertèbre cervicale, on observe deux petites plaquettes osseuses ventrales de faible dimension.

A ce même stade, les vertèbres thoracales 2-6 portent deux petits îlots osseux ventraux. Toutes les autres vertèbres, jusqu'à la pointe caudale, sont encore dépourvues de la moindre trace d'ossification. Au début de celle-ci, il existe donc une différence entre le côté dorsal et ventral des vertèbres cervicales et thoracales; en effet, l'ossification est un peu plus fortement accusée sur le côté dorsal du *corpus vertebrae* de la région cervicale que sur le côté ventral, alors que c'est exactement le contraire dans la région thoracale.

Durant la période s'étendant du 17e au 19e jour (stade 3 *c*), l'ossification a progressé aussi bien à l'intérieur des vertèbres signalées au stade précédent, que dans celles leur faisant suite. Maintenant, la plaquette dorsale se trouve dans toutes les vertèbres cervicales (voir tableau 5), dans la première et la deuxième vertèbre thoracale et dans les deux premières sacrées. Quant à la partie ventrale du corps vertébral, elle est caractérisée, dans les vertèbres cervicales 1 à 10, par la présence d'un îlot osseux unique provenant de la fusion des deux plaquettes ventrales initiales; dans la première et la deuxième vertèbre thoracale, on observe deux petits îlots osseux ventraux. Les autres vertèbres

Fig. 36.

Les premiers centres d'ossification (en noir) à l'intérieur de la colonne vertébrale (stade 3 *c*). L'îlot ventral unique, résultat de la fusion des îlots initiaux, est bien visible dans les vertèbres cervicales (agr. env. 3-4 ×).

thoracales portent un seul îlot ventral, tandis que chacune des deux premières sacrées en portent deux (fig. 36).

TABLEAU 5.

Schéma des îlots osseux de la colonne vertébrale observés dans notre matériel.

		Stades					
	N° des vertèbres	3a	3c	4a	5c	5f	5g
Région cervicale	1	•	• / ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ı / ∘	– • – / ı / ∘
	2	•	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / ∘	– • – / ı / ∘
	3	•	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	4	•	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	5	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	6	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	7	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	8	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	9	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	10	•	• / ∘	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	11	•	•	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	12		•	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	13		•	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
	14		•	• / ∘	– • – / ∘	– • – / ı / x ∘ x	– • – / ı / x ∘ x
Région thoracale	15		• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	16	∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	17	∘ ∘	∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	18	∘ ∘	∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	19	∘ ∘	∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	20	∘ ∘	∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	21		∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	22		∘	• / ∘	• / ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘

		Stades					
	N° des vertèbres	3a	3c	4a	5c	5f	5g
Région lombo-sacrale	23		• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	24		• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	25			• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	26			• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	27			• / ∘ ∘	• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	28				• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	29				• / ∘ ∘	• / ı / ∘	• / ı / ∘
	30					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	31					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	32					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	33					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	34					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	35					• / ı / ∘	• / ı / ∘
	36					• / ı / ∘	• / ı / ∘
Région caudale	37					∘ ∘	∘ ∘
	38					∘ ∘	∘ ∘
	39					∘ ∘	∘ ∘
	40						∘ ∘
	41						∘ ∘
	42						
	43						
	44						
	45						

Légende.

- • Ilot dorsal
- ∘ ∘ Ilot ventral double
- ∘ Ilot ventral unique
- – Ilots latéraux
- ı Plaquette intermédiaire
- x Ossification des costapophyses

Après 21 jours d'incubation (stade 4 *a*), les embryons de *Catharacta* possèdent une colonne vertébrale caractérisée par les traits suivants :

a) Toutes les vertèbres cervicales, toutes les thoracales, et les 5 premières vertèbres sacrées portent chacune une plaquette dorsale.

b) En ce qui concerne le côté ventral du corps vertébral, on y observe une seule plaquette ventrale, (qui est toujours le résultat de la fusion des deux îlots initiaux), sur toutes les vertèbres cervicales, sur toutes les vertèbres thoracales, tandis que l'on retrouve deux îlots ventraux sur chacune des cinq premières sacrées.

Dès le stade de 23 jours (stade 5 *c*), les îlots osseux déjà décrits précédemment se sont étendus en surface, particulièrement dans la région cervicale et thoracale. Parmi les vertèbres sacrées, on en observe sept munies de deux îlots osseux ventraux et d'une plaquette dorsale. A ce stade, il me reste à mentionner le fait que la région cervicale se distingue des trois autres du fait qu'un îlot osseux pair, l'îlot latéral, apparaît sur les arcs neuraux là, où sur les vertèbres thoracales se formeront les diapophyses ou apophyses transverses.

A partir du stade de 24 jours (stade 5 *f*), la liaison entre la plaquette dorsale et l'îlot ventral, par le moyen de ce qu'on a convenu d'appeler « lamelle intermédiaire », se trouve réalisée dans toutes les vertèbres cervicales, thoracales et lombo-sacrales. Dans les vertèbres sacrées, on observe une plaquette dorsale, tandis qu'il n'en existe encore aucune dans les ver-

Fig. 37.

Ossification avancée de la colonne vertébrale (stade 5 *f*). En général, l'ossification progresse de l'avant vers l'arrière. Parmi les vertèbres cervicales, on observe nettement l'ossification débutante des costapophyses (agr. env. 3 ×).

tèbres caudales. De plus, toutes les vertèbres sacrées sont marquées par la présence d'un seul îlot osseux ventral, alors que les trois premières vertèbres caudales en portent chacune deux. C'est à partir de ce stade que (fig. 37) l'on trouve sur toutes les vertèbres cervicales, à l'exception des deux premières, le début de l'ossification des costapophyses.

Au moment de l'éclosion, les vertèbres cervicales, thoracales, sacrées possèdent, toutes, un corps et des arcs neuraux en grande partie ossifiés. Les îlots du corps vertébral se sont fondus en un seul. De plus, les vertèbres thoracales se signalent par l'ossification des processi obliqui anteriores et posteriores, toutefois sans que cette ossification ait gagné les facettes articulaires elles-mêmes.

Parmi les vertèbres caudales, les 4 antérieures restent plus ou moins libres et les 5 dernières forment un os unique: le pygostyle. Seules, les 5 premières vertèbres caudales sont pourvues de deux centres osseux ventraux. Au terme de l'incubation, les vertèbres de la colonne vertébrale de *Catharacta skua* se répartissent de la manière suivante:

1. *Les vertèbres cervicales*, au nombre de 14.
2. *Les vertèbres thoracales*, au nombre de 8.
3. *Les vertèbres sacrées*, ou lombo-sacrales, au nombre de 14, formant en partie le sacrum.
4. *Les vertèbres caudales*, généralement au nombre de 9, dont les cinq dernières sont soudées.

Dans le poussin de 2-4 jours, les apophyses épineuses des vertèbres cervicales commencent à s'ossifier à leur base, à partir d'un centre isolé; celles des vertèbres thoracales, beaucoup mieux développées et plus fortes que les précédentes, sont ossifiées jusqu'à mi-hauteur.

En résumé, l'ossification de la colonne vertébrale progresse en gros de l'avant vers l'arrière. Toutefois, il faut remarquer que la progression n'est pas parfaitement continue de la région cervicale à la région thoracale, car le début de l'ossification des dernières vertèbres cervicales n'est visible qu'après celle des premières vertèbres thoracales (stade 3 *a*). En outre, les premiers centres d'ossification semblent alterner de la face dorsale du corps vertébral de la région cervicale au côté ventral des vertèbres thoracales. Dans la région sacrée, les îlots dorsaux et ventraux semblent

paraître simultanément, cependant les premiers sont plus grands que les seconds. De plus, de la 37e à la 41e vertèbre caudale, ce sont uniquement les deux îlots osseux ventraux qui sont visibles aux stades 5 *f* et 5 *g*.

Dans une seule et même vertèbre, l'ossification débute dans le corps vertébral lui-même, puis ce sont les arcs neuraux qui sont atteints sous forme d'îlots latéraux.

4. Ossification des côtes.

Chez *Catharacta skua* il y a normalement huit côtes thoracales. (La distinction, faite par Groebbels (1932) et d'autres, entre côtes cervico-dorsales et côtes dorsales me semble avoir peu de valeur.) Aux côtes thoracales s'ajoute au moins une côte articulée avec une vertèbre de la région lombo-sacrale.

Comme je l'ai indiqué ci-dessus, les vertèbres cervicales 3-14 portent des costapophyses, qui s'ossifient vers le 24e jour d'incubation. Quant aux « vraies » côtes, chacune est nettement divisée en deux segments: l'un, vertébral ou vertébro-costal et l'autre, le segment sternal ou sterno-costal. L'ossification des côtes sternales devient visible vers le stade de 14e jour, mais uniquement dans le segment vertébral. Parmi les côtes, seules les 3e, 4e, 5e et 6e portent, au milieu du segment vertébral, une petite manchette osseuse vers le 14e jour. Au stade de 15 jours, cette manchette périostique a gagné les régions voisines et les côtes 6 et 7 montrent les premiers centres d'ossification, toujours dans la même région. En ce moment, les apophyses oncinées *(processus uncinatus)* et le segment sternal sont encore totalement dépourvus d'ossification.

Dans l'embryon de 16 jours, non seulement toutes les côtes sternales sont déjà ossifiées sur un tiers de leur segment vertébral, mais en plus, les fausses côtes présternales portent un îlot osseux dans leur partie moyenne.

Au cours des stades de 18-21 jours, l'ossification de toutes les côtes progresse en direction proximale et distale du segment vertébral, sans toutefois atteindre le segment sterno-costal.

Au terme de l'incubation, le segment vertébral de toutes les côtes est ossifié sur toute sa longueur. La partie proximale des côtes étant bifurquée, l'ossification a gagné la tubérosité

(tuberculum) et la tête costale *(capitulum)*. Il convient, en outre, de signaler qu'au moment de l'éclosion, la partie ossifiée des costapophyses n'est point rattachée à la zone ossifiée de la vertèbre correspondante; seule la partie distale est complètement ossifiée.

Chez *Catharacta skua*, ce n'est que plusieurs jours après l'éclosion (environ 10), que l'on remarquera les premiers dépôts calcaires sur les apophyses oncinées, alors que les documents à ma disposition ne me permettent point de déterminer, à quelle époque se fixe le début de l'ossification du segment sternal.

5. Ossification de la ceinture scapulaire.

Dans la ceinture scapulaire, l'ossification de la clavicule est bien visible au stade de 13 jours; celle de l'omoplate, vers le 14[e] et celle du coracoïde, au stade de 16 jours. La fusion entre les clavicules, d'où résultera la fourchette *(furcula)*, ne se réalise parfaitement que vers le stade de 18 jours. Quant au sternum, aucune trace d'ossification ne s'y manifeste durant la période embryonnaire (fig. 35).

Clavicule. — L'ossification de la clavicule débute au stade de 13 jours; par conséquent, elle figure parmi les premiers éléments du squelette présentant des traces d'ossification. Elle a la forme d'un os long légèrement recourbé dans la partie en contact avec le coracoïde. Dans les embryons de 14 et 16 jours, les clavicules, déjà ossifiées presque sur toute leur longueur, sont cependant encore isolées l'une de l'autre, ce qui concorde avec les observations de Knopfli (1918). Chez *Catharacta skua*, la fourchette a nettement la forme ordinaire d'un grand U largement ouvert vers son extrémité humérale.

Scapula. — L'omoplate, en forme de sabre, s'allonge parallèlement à la colonne vertébrale et s'étend presque jusqu'à la dernière vraie côte. L'ossification débute dans la partie médiane pour gagner peu à peu les zones voisines en direction céphalique et caudale. La première ébauche se présente sous l'aspect d'une manchette osseuse périostique.

Coracoïde. — C'est un os plus massif et beaucoup plus court que l'omoplate. L'ossification débute après celle de l'omoplate et

commence aussi par une manchette osseuse, placée dans la région centrale, là où son diamètre est le plus étroit. A la fin de la période d'incubation, seules les extrémités ventrale et dorsale du coracoïde sont encore cartilagineuses.

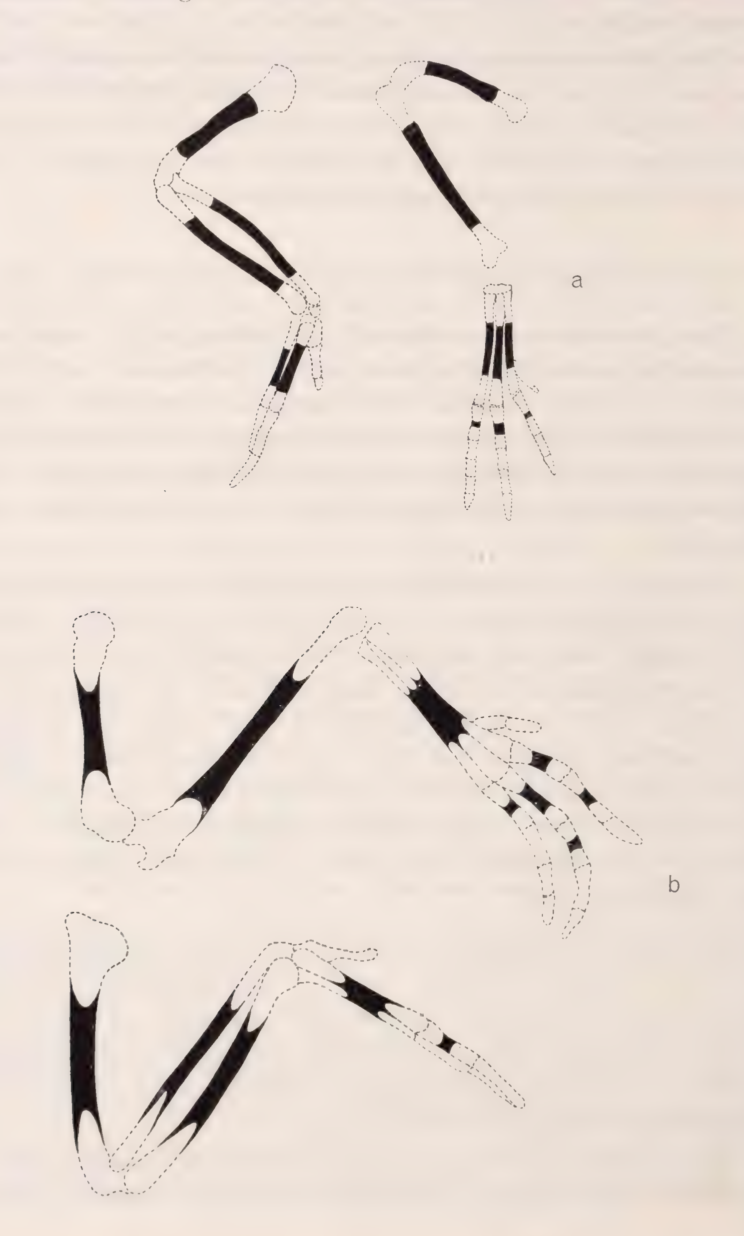




Fig. 38.

Divers stades de la progression de l'ossification dans les ailes et les pattes (agr. env. 4 ×). a) stade 2 *b*. b) stade 3 *a*. c) stade 5 *c*.

6. Les extrémités antérieures

L'humérus, le radius et le cubitus (fig. 38A) sont parmi les premiers os du squelette de *Catharacta* à présenter des traces d'ossification. En effet, alors qu'aucun élément du crâne n'est encore ossifié, les trois principaux os du membre antérieur sont déjà marqués, sur leur diaphyse, par la présence de manchettes osseuses périostiques, de longueur identique pour les trois (vers le 12e jour). Suivent les métacarpes II et III vers le 15e jour (fig. 38A); les phalanges II_1 (fig. 38 B) et II_2 au 16e et 18e jours; puis les phalanges I_1 et III_1 au 21e jour (fig. 38 C).

Au moment de l'éclosion, les éléments suivants du membre antérieur de *Catharacta skua* ne portent aucune trace d'ossification: métacarpe I et la phalange I_2. Ainsi, sur le rayon I de la main, la phalange fondamentale I_1 s'ossifie avant l'élément métacarpien correspondant.

Quant aux éléments carpiens, ils ne s'ossifieront qu'après l'éclosion, et selon les documents embryogéniques à ma disposition, il n'est pas possible de déterminer à quelle époque de la croissance postembryonnaire, cette ossification apparaît, car, sur un poussin de 10 jours, ces éléments de la main sont encore à l'état cartilagineux.

En général, le mode d'ossification de tous les os longs de l'extrémité antérieure est identique pour chacun d'eux. Toujours, durant la période embryonnaire, l'ossification débute vers le milieu de la longueur, sous forme d'une manchette osseuse et jamais, il n'y a d'épiphyses portant des centres d'ossification.

7. Ossification de la ceinture pelvienne.

Parmi les éléments dont se compose la ceinture pelvienne, l'ébauche osseuse du pubis apparaît la première (au stade de 14 jours), suivie de celle de l'ilion et de l'ischion au 15e jour (fig. 35).

Le début de l'ossification du *pubis* est situé vers le milieu de sa longueur, en dessous du foramen pubo-ischiadicum; on observe tout d'abord, une manchette osseuse qui progressera en direction céphalique et caudale.

Le processus d'ossification de l'*ischion* part au même moment que celui de l'ilion (vers le 15e jour). Comme pour le pubis, le début de l'ossification se place dans la région moyenne, en dessus du foramen ischiadicum, toujours sous l'aspect d'une manchette périostique qui va s'étendre aussi bien en direction caudale que céphalique.

Quant à l'*ilion*, il représente une forte lamelle allongée qui se soude, d'une part, aux deux autres éléments de la ceinture pelvienne par son bord ventral, et d'autre part, à la colonne vertébrale de la région sacrale, y compris les costapophyses. La caractéristique de l'ossification débutante de l'ilion est son départ, non point d'un seul îlot osseux central, mais du bord ventral d'une

part, et du bord dorsal d'autre part, en dessus et en dessous de la cavité acétabulaire. Au terme de l'incubation, la partie caudale fusionnée du pubis et de l'ischion, ainsi que celle de l'ilion, sont encore dépourvues d'ossification.

8. Les extrémités postérieures.

Comparée à celle des principaux éléments osseux: humérus, radius, cubitus de l'extrémité antérieure, l'ossification du fémur et du tibia est, au stade 1 *a*, légèrement plus forte que dans les éléments du bras et de l'avant-bras, tandis que celle du tarso-métatarse est en avance sur celle des carpiens.

Vers le 13-14[e] jour, d'étroites manchettes osseuses deviennent visibles sur les métatarses III et IV; au 15[e] jour, sur le métatarse II; vers le 15-16[e] jour, sur les phalanges II_1-III_1-IV_1 (fig. 38 A); au 16[e] jour, sur les phalanges II_2-III_2 (fig. 38 B); vers le 18[e] jour, sur la phalange III_3; vers le 21[e] jour, sur la phalange IV_2; vers le 23-24[e] jour, sur les phalanges II_3-III_4-IV_3-IV_4-IV_5 (fig. 38 C).

Au moment de l'éclosion, on n'observe encore aucun élément ossifié dans le tarse et sur la phalange I_1. Selon la description précédente, l'extrémité postérieure est caractérisée par une suite presque régulièrement progressive de l'apparition des manchettes osseuses de la partie proximale à la région distale de la patte.

CHAPITRE II

COMPARAISON DE L'OSSIFICATION DE *CATHARACTA SKUA BRÜNN.* AVEC CELLE DE *GALLUS DOMESTICUS* L., *COLUMBA DOMESTICA* L. DÉCRITE PAR SCHINZ ET ZANGERL (1937) ET CELLE DE *GALLUS DOMESTICUS* L. DÉCRITE PAR ERDMANN (1939)

Jusqu'en ce moment, à ma connaissance, seuls, deux travaux sur l'ossification des oiseaux ont été publiés, l'un par Schinz et Zangerl, l'autre par Erdmann. Ces trois auteurs ont porté leurs recherches sur *Gallus domesticus*, mais, vu les résultats dissemblables auxquels ils parviennent les uns et les autres, il est néces-

saire d'indiquer que les deux premiers se sont servis de la méthode de SPALTEHOLZ: coloration du seul tissu osseux à l'*Alizarinum cristallizatum* et éclaircissement dans l'essence de Wintergrün:

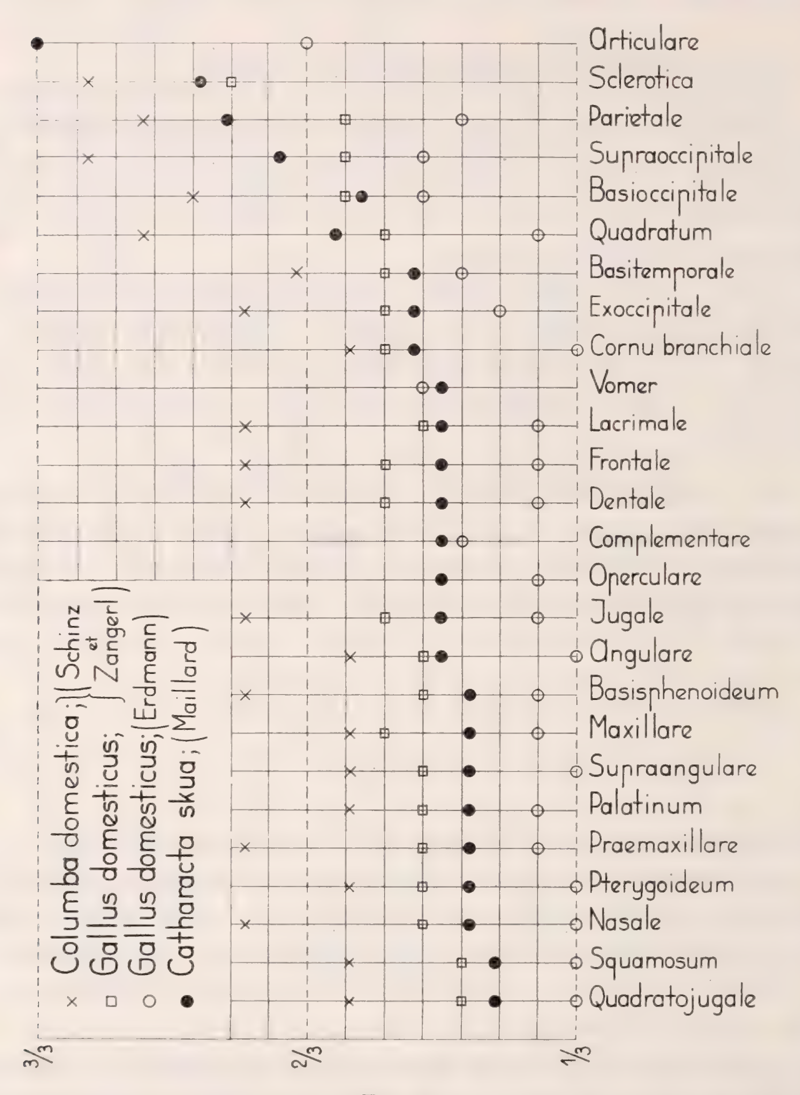


FIG. 39.

Graphique comparatif du moment de l'apparition des îlots d'ossification dans les divers éléments de la tête. En ordonnée: division de la période d'incubation en trois époques de même durée. En abscisse: les divers os du crâne et de la mâchoire inférieure.

tandis que le troisième se contentait de rendre les embryons transparents dans une solution de KOH, glycérine et eau distillée, sans les avoir préalablement colorés. Est-ce peut-être dans l'emploi de ces diverses méthodes qu'il faut rechercher le motif de leurs conclusions plus ou moins discordantes ? Peut-être s'agit-il aussi d'embryons de races différentes ? Pour ne citer qu'un exemple, alors que Schinz et Zangerl n'observent les premiers îlots osseux de certains éléments de la boîte crânienne que vers le 10e jour de l'incubation, Erdmann, lui, les découvre déjà vers le 7e jour, et cet écart de 3-4 jours se retrouve pour chacun des éléments squelettiques de la tête.

Le tableau 6 ci-dessous indique l'âge des embryons, auquel les différents éléments de la tête commencent à s'ossifier, d'après les auteurs mentionnés et mes propres recherches. Si j'indique, en valeur relative, les jours auxquels l'ossification des divers éléments du squelette devient visible, j'obtiens les figures 39-42. Celles-ci permettent de comparer le processus de l'ossification des espèces déjà observées et décrites jusqu'ici, sans tenir compte de la durée plus ou moins longue de la période embryonnaire.

En ce qui concerne *les os de la tête* (fig. 39), le début de l'ossification se situe, d'une manière générale, vers le milieu de la période d'incubation, à l'exception de ceux de *Columba domestica*. Quoique l'incubation de *Catharacta* dure une dizaine de jours de plus que celle de *Gallus*; (si je m'en tiens aux indications de Schinz), les premiers îlots osseux de la mouette antarctique apparaissent à peu près à la même époque relative du développement embryonnaire.

De plus, il est assez intéressant de noter que ce sont les éléments osseux, en rapport avec la formation définitive de la cavité buccale et des mâchoires supérieures et inférieures, qui présentent les premières traces d'ossification. Des constatations identiques ont été faites pour *Columba* et *Podiceps cristatus* décrits par Schinz et Zangerl. D'autres recherches nous diront s'il s'agit là d'un phénomène commun à la classe des oiseaux. D'une manière générale, ce sont les os de membrane qui sont les plus précoces, tandis que les éléments cartilagineux ne s'ossifient que plus tard, ce qui est, en particulier, le cas de la région occipitale.

Tableau 6.

Succession de l'ossification initiale des os du crâne.

Catharacta skua (Maillard)		*Gallus dom.* (Schinz)		*Gallus dom.* (Erdmann)		*Columba dom.* (Schinz)	
Quadratojugal	10*	Quadratojugal	10*	Quadratojugal	7*	Quadratojugal	10
Squamosal	13	Squamosal	10	Squamosal	7	Squamosal	10
Ptérygoïde	14	Ptérygoïde	11	Ptérygoïde	7	Ptérygoïde	10
Surangulaire	14	Surangulaire	11	Surangulaire	7	Surangulaire	10
Palatin	14	Palatin	14	Angulaire	7	Palatin	10
Nasal	14	Nasal	11	Nasal	7	Angulaire	10
Maxillaire	14	Angulaire	11	Cornu branchiale	7	Cornu branchiale	10
Prémaxillaire	14	Prémaxillaire	11	Maxillaire	8	Maxillaire	10
Basiphénoïde	14	Basisphénoïde	11	Palatin	8	Basitemporal	11
Angulaire	15	Lacrymal	11	Basisphénoïde	8	Dentaire	11
Jugal	15	Jugal	12	Prémaxillaire	8	Jugal	12
Operculaire	15	Maxillaire	12	Jugal	8	Prémaxillaire	12
Lacrymal	15	Dentaire	12	Operculaire	8	Basisphénoïde	12
Dentaire	15	Frontal	12	Lacrymal	8	Nasal	12
Frontal	15	Cornu branchiale	12	Dentaire	8	Lacrymal	12
Complémentaire	15	Exoccipital	12	Frontal	8	Frontal	12
Vomer	15	Carré	12	Carré	8	Exoccipital	12
Cornu branchiale	16	Basitemporal	12	Exoccipital	9	Basioccipital	13
Exoccipital	16	Basioccipital	13	Basitemporal	10	Pariétal	14
Basitemporal	16	Pariétal	13	Pariétal	10	Carré	14
Basioccipital	18	Supraoccipital	13	Vomer	11	Supraoccipital	15
Carré	19	Sclérotique	16	Supraoccipital	11	Sclérotique	15
Supraoccipital	21			Basioccipital	11		
Pariétal	23			Articulaire	14		
Sclérotique	24						
Articulaire	29-30						

* Les chiffres indiquent le nombre de jours dès le début de l'incubation.

Quant au processus d'ossification de *la colonne vertébrale* (fig. 40) il suit, en gros, la direction cranio-caudale chez chacune des espèces étudiées à ce point de vue. Il semble toutefois que le processus est relativement plus rapide chez *Gallus* que chez *Catharacta*. En effet, au moment de l'éclosion, le poussin de *Gallus* possède une colonne vertébrale dont tous les éléments ont été touchés par l'ossification, tandis que, chez *Catharacta*, quelques vertèbres caudales ne portent aucun centre d'ossification. Quant à *Columba domestica*, non seulement les îlots osseux apparaissent relativement plus tard, mais le nombre des vertèbres caudales non encore ossifiées, au terme de la couvaison, est plus important que chez les deux autres espèces.

D'après les observations recueillies jusqu'ici, il semble bien que l'ossification du corps vertébral *(corpus vertebrae)* débute par un îlot dorsal, au moins pour les vertèbres cervicales, chez les espèces mentionnées (voir en outre fig. 13 de Schinz). Toutefois, ce que Schinz appelle « Mittelplatte » (entre le côté dorsal et le côté ventral), n'apparaît, chez *Catharacta*, qu'à la suite des deux pla-

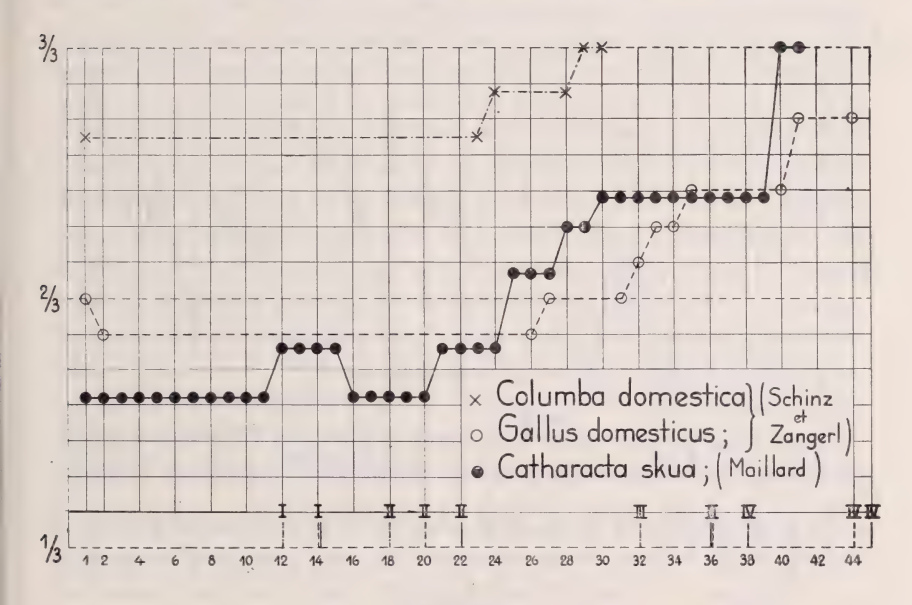


Fig. 40.

Graphique comparatif du début de l'ossification de la colonne vertébrale.
I. Dernière vertèbre de la région cervicale; II: Dernière vertèbre de la région thoracale; III: Dernière vertèbre de la région sacrée; IV: Pygostyle.

quettes ventrales, et non auparavant, comme chez *Gallus* et *Columba*. A ce point de vue, *Catharacta* se rapprocherait plutôt de *Podiceps* (voir fig. 18 de Schinz et Zangerl).

En ce qui concerne les vertèbres thoracales de la mouette antarctique, leur mode d'ossification est différent de celui de *Gallus* et *Columba*. Alors que, chez ces derniers, un seul îlot ventral, un îlot dorsal et deux îlots latéraux (en tout quatre centres osseux) existent; chez *Catharacta*, les premiers îlots osseux visibles sont ventraux.

Dans les vertèbres sacrées, les îlots osseux initiaux sont, selon Schinz, identiques à ceux des vertèbres thoracales de *Gallus*

et *Columba*, alors que ceux de *Podiceps* sont au nombre de 2; c'est-à-dire, un îlot dorsal et un îlot ventral. Cette disposition est donc différente de celle observée chez *Catharacta*, où on trouve un îlot ventral double.

Dans les vertèbres caudales, je ne puis indiquer si les îlots osseux apparaissent et progressent, d'une manière identique ou

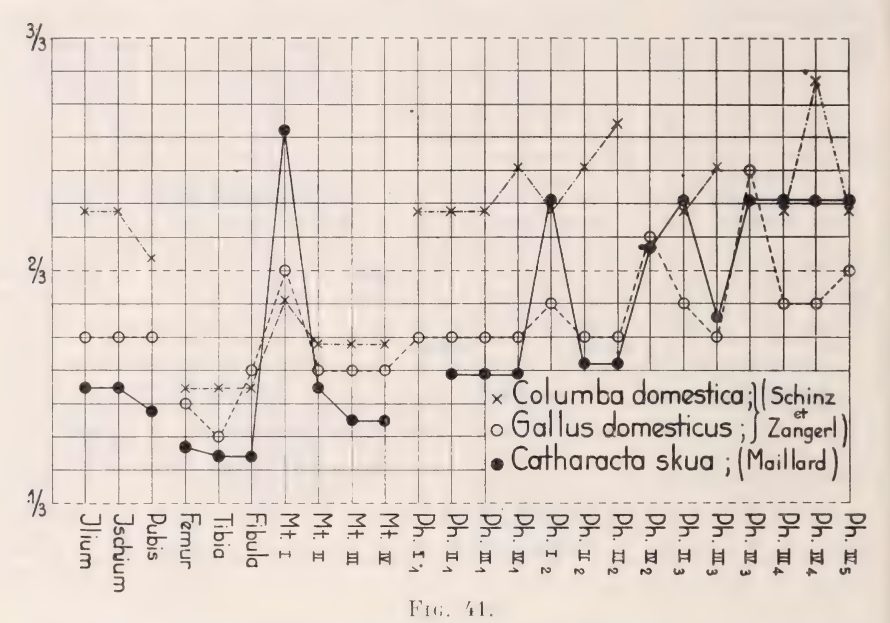


FIG. 41.

Graphique comparatif de l'ossification initiale des éléments squelettiques de la ceinture scapulaire et de l'extrémité antérieure.

différente, pour les quatre espèces, car SCHINZ ne donne aucune caractéristique de leur ossification.

En résumé, le mode d'ossification *du corps vertébral* est plus ou moins différent chez les diverses espèces; toutefois, en général, dans la plupart des vertèbres, l'ossification part de trois points différents: le premier est situé sur le côté dorsal du corps vertébral; les deux autres, sur sa face ventrale de part et d'autre du plan médian. Quant aux îlots osseux latéraux se trouvant sur les arcs neuraux, ils n'entreront en contact dorsal que tout à la fin de l'incubation ou après l'éclosion.

Dans le processus de *l'ossification des côtes*, la seule différence à signaler est celle provenant du fait suivant: chez la poule, toutes

les côtes, y compris les costapophyses, sont plus rapidement ossifiées que chez la mouette antarctique, le pigeon domestique et la grèbe huppée. En effet, alors qu'au terme de l'incubation, *Gallus* possède toutes les côtes rudimentaires de la région sacrée à l'état ossifié, ainsi que les apophyses oncinées avec dépôts calcaires, au même moment, aucun de ces éléments n'est encore ossifié chez *Columba* et *Podiceps*. Chez *Catharacta*, seules quelques côtes sacrales portent une petite trace d'ossification, tandis que les apophyses oncinées sont encore complètement cartilagineuses au moment de l'éclosion.

Ceinture scapulaire et extrémité antérieure: lorsque SCHINZ écrit que, chez le pigeon, les éléments de la ceinture scapulaire s'ossifient un jour plus tôt que chez *Gallus*, il s'exprime en mesure absolue, sans tenir compte de la durée plus courte de son incubation. Au contraire, en mesures proportionnelles à la durée de la couvaison (qui sont celles indiquées dans les figures 39-42), ces mêmes éléments apparaissent d'abord chez *Catharacta* puis chez *Gallus* (fig. 41) et, enfin chez *Columba*; toutefois, leur succession chronologique est identique chez chacune de ces espèces. Il en est de même pour chaque élément de l'aile et de la main, à l'exception de la phalange I_1, qui est d'apparition plus tardive chez *Catharacta* que chez *Gallus*.

Ceinture pelvienne et extrémité postérieure: en comparaison avec *Gallus* et *Catharacta*, pour les éléments du bassin et de l'extrémité postérieure comme pour la plupart des éléments du squelette, un certain retard relatif peut à nouveau être constaté chez *Columba*. Cependant, c'est dans cette partie du squelette que, pour la première fois au cours de cette étude, je constate des différences assez spéciales entre les éléments homologues des espèces décrites. Ainsi, selon leur ordre de succession, la fibula se présente relativement plus tôt chez *Columba* que chez *Gallus*; de même le métacarpe I de *Columba* apparaît plus précocement que celui de *Gallus* et surtout que celui de *Catharacta* (fig. 42). De plus, les phalanges I_1 de *Catharacta*, celles IV_2 et IV_3 de *Columba* ne portent une ossification qu'après l'éclosion. Il faut en particulier signaler le retard relatif important de l'ossification débutante du métatarse I de *Catharacta skua*.

En général, le plus court laps de temps (proportionnel à la durée totale du développement embryonnaire) nécessaire pour que chacun des éléments du squelette soit touché par l'ossification

débutante, s'observe chez *Gallus*, puis chez *Catharacta*, et le plus long chez *Columba* (voir les diverses figures précédentes).

Il est possible que l'étude approfondie de l'ostéogénèse des oiseaux permettra d'ajouter d'autres caractéristiques à celles déjà indiquées par Portmann pour l'établissement de leurs divers groupes ontogénétiques. Ainsi, l'apparition plus précoce des îlots osseux, l'état plus ou moins avancé de l'ossification au terme de l'incubation, en corrélation avec les autres signes distinctifs du développement embryonnaire, constitueraient une base plus large de ces divers groupes.

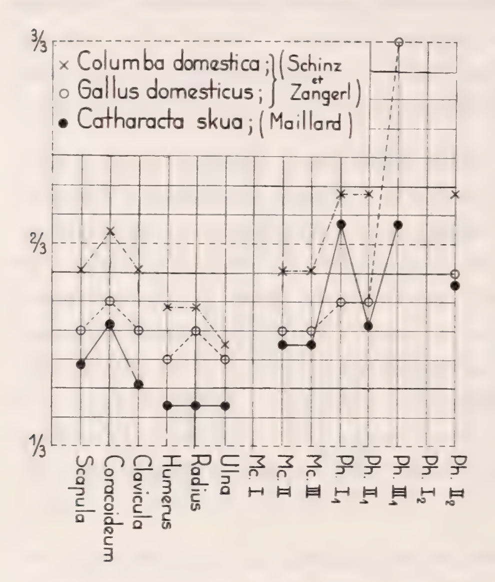


FIG. 42.

Graphique comparatif de l'ossification initiale de la ceinture pelvienne et de l'extrémité postérieure.

CHAPITRE III

CHANGEMENTS DE PROPORTIONS DES DIVERS ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES DES AILES ET DES PATTES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Certaines observations sur les changements de proportions dans les extrémités ont été publiées par PARKER (1891), WATERSTON (1911), BEEBE et HARTLEY (1916), LATIMER (1927) et BÖKER (1927). Mais, sauf les deux derniers, ces auteurs ont essentiellement restreint leurs recherches à la période post-embryonnaire.

De mon côté, j'ai relevé les mesures des parties principales du squelette des extrémités de *Catharacta*, sur les embryons qui avaient été rendus transparents pour l'étude de l'ossification.

Dans le tableau 7, sont indiquées les proportions des éléments principaux des extrémités, rapportées à la longueur du tronc.

TABLEAU 7.

*Longueur des éléments squelettiques des extrémités en pour-cent de la longueur du tronc *.*

Stades	Humérus	Moyenne Radius et Ulna	Main	Fémur	Tibia	Tarsométatarse	3. doigt	Total de l'aile	Total de la patte
1 *a*	54%	56%	48%	44%	54%	25%	44%	159%	167%
1 *b*	61	65	58	47	65	36	47	184	194
2 *a*	58	64	63	48	66	41	42	187	197
2 *b*	63	67	68	50	70	51	43	198	215
3 *a*	67	66	65	50	81	51	47	198	235
3 *c*	70	70	68	55	80	49	50	208	235
4 *a*	73	68	68	57	82	49	53	210	241
5 *c*	72	69	68	62	87	56	61	210	267
5 *f*	72	67	67	70	100	67	64	207	300
5 *g*	68	62	62	70	111	72	69	190	323
6 *a*	68	61	62	72	110	71	65	191	319
6 *b*	66	53	54	73	107	65	67	173	313

* Dimension du tronc = Distance entre les points-milieu des cavités glénoïde et cotyloïde.

PROPORTIONS DE L'AILE.

La figure 43 indique graphiquement les changements de proportions à l'intérieur de l'aile. On remarque qu'au stade 3 *c* (19 jours d'incubation), la longueur totale de chacun des éléments de l'aile, en comparaison avec celle du tronc, atteint son maximum pour diminuer ensuite sensiblement, surtout immédiatement après l'éclosion. Ce qui est assez remarquable, c'est que ces trois éléments de l'aile se développent dans des proportions presque absolument identiques: ainsi l'humérus passe de 54% à 73% pour revenir à 66% au terme de l'incubation; le radius part de 56%, arrive à 70% pour terminer à 53%; quant à la main, étant au début (stade 1 *a*) à 48%, elle monte jusqu'à 68% pour redescendre à 54% de la longueur du tronc. Ce sont donc, là, des proportions du tronc et des éléments principaux de l'aile qui seraient caractéristiques du vol ramé (Flatterflug).

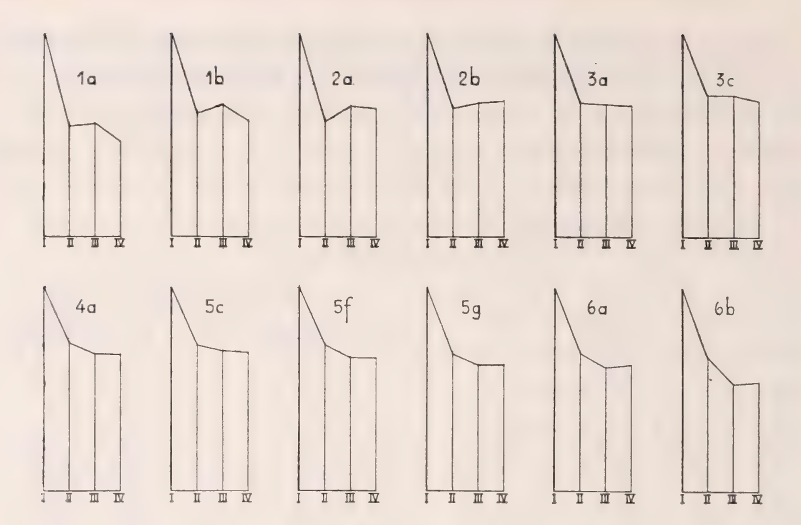


Fig. 43.

Index des changements de proportion des trois éléments osseux de l'aile en pour-cent de la longueur du tronc: I = longueur du tronc égalée à 100; II = longueur de l'humérus; III = longueur du radius; IV = longueur de la main.

Durant la période postembryonnaire, il semble que le bras, l'avant-bras et la main conserveront entre eux, approximativement, les mêmes proportions; car chez un *Catharacta* adulte,

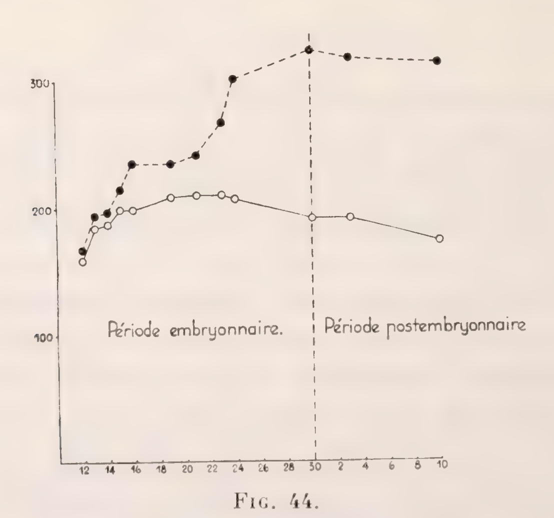


Fig. 44.

Graphique des changements de proportions de l'aile et de la patte en entier. (● = patte, ○ = aile).

j'ai obtenu les mesures suivantes: environ 145 mm. pour l'humérus, 137 mm. pour l'avant-bras, et 130 mm. pour la main. Cependant, comme la longueur du tronc (mesurée selon la méthode mentionnée ci-dessus) est inférieure à celle de l'humérus, il s'agit, chez l'adulte, des proportions caractéristiques du vol à voile (Segelflug).

Si on considère les trois éléments squelettiques de l'aile, non plus isolément, mais dans leur ensemble, donc la longueur totale de l'extrémité antérieure en pourcent de la longueur du tronc, son développement passe par un maximum vers le début du 2e tiers de l'incubation (fig. 44). L'aile tend même vers le terme de l'incubation à revenir à un pourcentage proche de celui du 12e jour de couvaison.

Tableau 8.

Index proportionnels les plus importants.

Stades	Index radio-huméral	Index tibio-fémoral	Index huméro-fémoral	Index radio-tibial
1 *a*	105	123	123	105
1 *b*	109	142	133	102
2 *a*	110	136	122	98
2 *b*	106	141	87	95
3 *a*	98	142	126	84
3 *c*	98	152	131	81
4 *a*	91	143	127	81
5 *c*	95	140	115	78
5 *f*	92	143	103	66
5 *g*	92	160	98	55
6 *a*	89	152	94	55
6 *b*	79	149	91	48

L'index radio-huméral calculé selon la formule: $\frac{\text{Radius} \times 100}{\text{Humérus}}$ (voir les diverses valeurs dans le tableau 8) nous indique que le radius, comparé à l'humérus (= 100), décroit considérablement dès le 12e jour de la période embryonnaire au 10e jour après l'éclosion. En d'autres termes, l'humérus comparé au radius gagne régulièrement en longueur relative durant toute la période embryonnaire (fig. 45).

Proportions de la patte.

Durant la croissance de la patte, c'est le tibia qui fait preuve du changement de proportions le plus considérable et, dès le stade 5 *f*

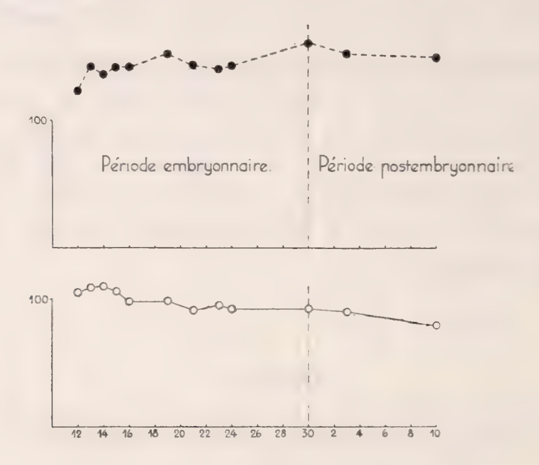


Fig. 45.

Index radio-huméral (●) et index tibio-fémoral (o). En abscisse: les jours de la période embryonnaire et postembryonnaire. En ordonnée: les pourcentages.

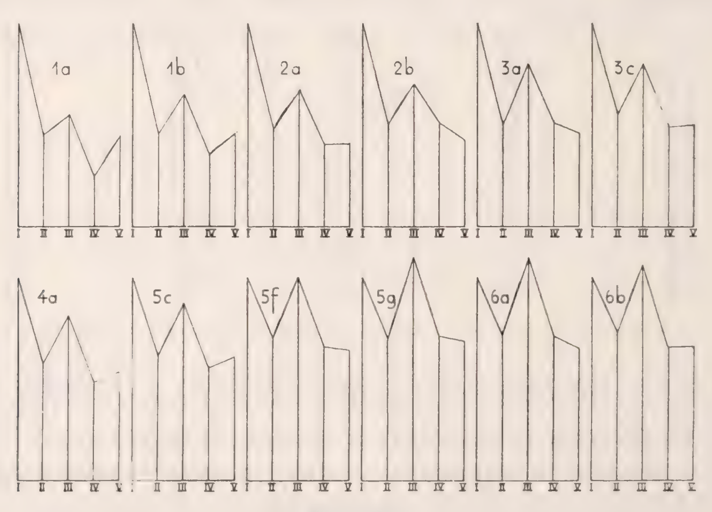


Fig. 46.

Représentation graphique des changements de proportions des quatre régions de la patte en pour-cent de la longueur du tronc: I = longueur du tronc égalée à 100; II = longueur du fémur; III = longueur du tibia; IV = longueur du tarso-métatarse; V = longueur du 3e doigt.

(24e jour), il atteint même la longueur du tronc pour ensuite le dépasser. Les éléments de l'extrémité postérieure, présentant l'allongement le plus régulier, sont le fémur et le 3e doigt (fig. 46). En général, les changements proportionnels intervenant durant la croissance de la patte sont plus prononcés que ceux de l'aile.

Quant à longueur de la patte, il faut remarquer qu'elle parvient à son maximum relatif au terme de l'incubation, donc plus tardivement que l'extrémité antérieure (fig. 44). La croissance de la patte,

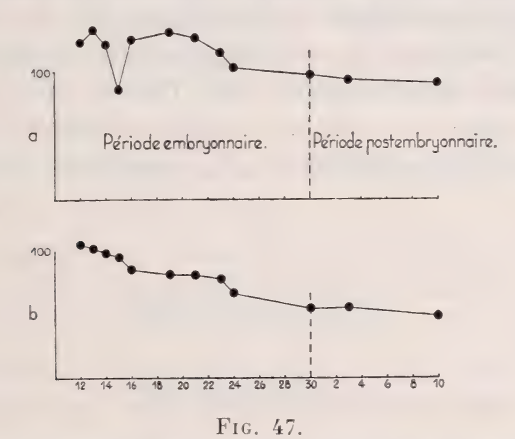


Fig. 47.

a) Index huméro-fémoral; *b*) Index radio-tibial. En abscisse: les jours de la période embryonnaire et d'une partie de la période postembryonnaire. En ordonnée: les pourcents de la longueur de l'humérus et du radius.

considérée dans sa longueur totale, progresse dans des proportions beaucoup plus fortes que celle de l'aile.

Quant à l'index tibio-fémoral calculé selon la formule : $\frac{\text{Tibia} \times 100}{\text{Fémur}}$ (cf. tableau 8), il indique que le tibia, comparé au fémur (= 100), atteint sa longueur maximale au terme de l'incubation (stade 5 *g*), pour diminuer ensuite jusqu'au 10e jour après l'éclosion. (fig. 45)

Comparaison des proportions de l'aile et de la patte.

L'index huméro-fémoral est calculé selon la formule : $\frac{\text{longueur de l'humérus} \times 100}{\text{fémur}}$. Le graphique correspondant (fig. 47 *a*) indique que ces deux éléments ne se développent point dans des proportions semblables. L'humérus comparé au fémur diminue dès après le premier tiers de l'incubation.

L'index radio-tibial: $\frac{\text{longueur du radius} \times 100}{\text{tibia}}$ montre bien que l'accroissement longitudinal du radius est plus faible que celui du tibia (fig. 47 *b*).

Comparées l'une à l'autre, l'aile et la patte n'atteignent point leur croissance proportionnelle maximale simultanément; l'aile y parvient vers le 21e jour d'incubation, tandis que la patte ne l'atteint qu'au terme de la couvaison (fig. 44). Malgré cette différence de temps propre à l'allongement proportionnel maximal des deux extrémités (allométrie du développement), j'ai montré dans le chapitre précédent, que l'ossification n'en devient pas moins visible, presque simultanément, chez l'une et chez l'autre,ce qui prouve bien qu'il n'y a pas une corrélation stricte entre la croissance des éléments cartilagineux et l'apparition des îlots d'ossification.

RÉCAPITULATION

A. La ptérylose.

1. L'apparition successive des divers centres plumeux et leur développement chez *Catharacta skua* Brünn, ou Mouette antarctique sont décrits en détail. La formation initiale des centres se succède selon un ordre essentiellement conforme aux observations relevées par Gerber, pour d'autres oiseaux alectoromorphes. Au centre du vertex de ceux-ci, correspondent trois centres partiels qui, au début de leur formation, sont nettement indépendants.

2. Au premier stade des ébauches pennigères de l'aile, on constate déjà une brèche entre la 4e et la 5e rémige de l'avant-bras; dans le développement du centre alaire, la disposition primaire est nettement diastataxique.

3. Chez *Catharacta skua* Brünn., l'extension de la 2e série de plumes est moins rapide que celle de *Larus ridibundus* L. et de *Sterna hirundo* L. observée par Gerber.

4. Au lieu d'un champ abdominal, *Catharacta skua* est caractérisé par un centre abdominal.

5. L'enfoncement des ébauches de la 2e série n'a point lieu dans le c.d.p., le c.b. et le c.t.f. A ne considérer que cet enfoncement, *Catharacta* semble occuper une position intermédiaire entre *Larus* et *Sterna.*

6. Proportionnellement à la durée d'incubation, la 3e série est de formation plus tardive chez *Catharacta* que chez les *Laridae* examinés jusqu'à ce jour. En moyenne, le nombre des ébauches de la 3e série sur un bourrelet de la première est plus élevé que sur les bourrelets correspondants de *Larus* et d'*Hirundo.* En général, la 2e série des différents centres n'apparaît que dans les conditions suivantes:

a) les ébauches pennigères de la 1re série doivent avoir atteint le stade de papilles précoces;

b) les ébauches de la 1re série doivent avoir atteint ou, plus souvent encore, dépassé leur densité maximale par suite de la croissance en surface du tégument.

c) Des bulbes de la 2e série doivent exister dans le voisinage immédiat de la zone susceptible de donner asile à cette série.

Par conséquent, bien que la 1re série obéisse à la « loi » de la progression centrifuge; la 2e série, elle, a tendance à envahir les centres en passant de l'un à l'autre, tout en préférant la direction caudo-céphalique.

7. Le plus souvent, la 3e série permet de déterminer des rapports de symétrie, ainsi dans le c.d.p., le c.b., le c.v. et le c.adb.

8. Les modifications de la densité relative des ébauches ont été étudiées pour tous les centres à l'exception du c.c. Cette méthode permet de déterminer l'intensité de la croissance en surface du tégument, et en particulier de constater que cette croissance se fait spécialement sentir dans le c.d.p., le c.d.a. et le c.b. Dès le 16e jusqu'au 29e jour d'incubation (éclosion au 30e jour), la densité relative des papilles plumeuses diminue d'environ 88% au total dans le c.d.p., le c.d.a., le c.b., le c.p. et le c.abd. La diminution s'amplifie surtout à partir du 22e jour, de telle sorte que, entre le 24e et le 29e jour, elle se maintient aux environs de 52%.

B. L'ossification.

1. Cinq stades embryonnaires sont utilisés pour l'étude de la progression de l'ossification dans les divers éléments du squelette.

2. Comparé aux observations de Schinz et de Zangerl d'une part, et d'Erdmann d'autre part, notre travail permet de constater un parallélisme presque complet, au moins dans les grandes lignes. Dans la région crânienne, la première ossification touche les éléments squelettiques des mâchoires, fait conforme aux constatations de Schinz et Zangerl pour *Columba domestica* L. et *Podiceps cristatus* L.

3. La progression de l'ossification de la colonne vertébrale suit en gros la direction crânio-caudale, mais, dans le détail, nous découvrons de notables différences entre *Catharacta skua* et les sujets décrits par les auteurs mentionnés ci-dessus. En général, dans la plupart des vertèbres, l'ossification part de trois points différents, dont l'un est situé sur le côté dorsal du corps vertébral et les deux autres sur sa face ventrale: îlot dorsal et îlots ventraux. Les îlots ventraux s'unissent entre eux et fusionnent avec l'îlot dorsal par une plaquette intermédiaire. Dans la région cervicale, les îlots latéraux s'y ajoutent suivis de ceux des costapophyses.

4. Dans l'aile, la longueur des régions principales du squelette (en relation avec celle du tronc) atteint son maximum vers le 19e jour pour diminuer ensuite sensiblement. Immédiatement après l'éclosion, les éléments de l'aile présentent les proportions du vol ramé pour acquérir, chez l'adulte, celles du vol à voile. En comparaison avec celle du tronc, la longueur totale des trois régions du squelette de l'aile passe par un maximum vers le début du deuxième tiers de l'incubation.

5. L'index radio-huméral indique que, durant toute la période embryonnaire, l'humérus, comparé au radius, gagne régulièrement en longueur relative.

6. Dans la patte, c'est le tibia qui fait preuve du changement proportionnel le plus considérable; au delà du stade de 24 jours, le tibia dépasse la longueur du tronc. Comparé au fémur (index tibio-fémoral), il atteint sa longueur maximale au terme de l'incubation pour diminuer ensuite jusqu'au 10e jour après l'éclosion.

7. Comparé au fémur, l'humérus diminue dès après le premier tiers de la couvaison; quant à l'accroissement du radius, il est plus faible que celui du tibia. Tandis que, proportionnellement au tronc, l'aile parvient à sa croissance maximale vers le 21e jour, la patte ne l'atteint que vers le terme de l'incubation.

8. Il n'existe pas de corrélation entre la croissance des éléments squelettiques et l'apparition de leurs premiers îlots osseux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1905. Andersson, K. A. *Zoologie*, Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Südpolarexpedition (1901-03). Vol. V. Stockholm.

1928. Biedermann, W. *Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere.* Ergebn. Biol. 3. Bd. Berlin.

1935. Blaszyk, P. *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und-Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion.* Morphol. Jb. Bd. 75.

1927. Böker, H. *Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie.* J. Orn. Bd. 75.

1927. —— *Über die Ontogenese hochdifferenzierter anatomischer Konstruktionen.* Verh. anat. Ges. Bd. 63.

1931. —— *Die Ableitung der Segelflugarten und des Schwirrfluges der Vögel aus primären Hubflug.* Verh. anat. Ges. Bd. 71.

1936. Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E., Lubosch, W. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* Berlin und Wien.

1927. Boulton, R. *Ptilosis of the House Wren, Troglodytes aedon.* Auk. Vol. 44.

1941. Broman, J. *Über die Entstehung und Bedeutung der Embryonaldunen.* Morphol. Jb. Bd. 86.

1941. —— *Verzweigte Federpapillen bei Fischreiherembryonen.* Anat. Anz. Bd. 91.

1910. Bütschli, O. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* Bd. 1. Leipzig.

1926. Christie, W. und Wriedt, Ch. *Messungen und Wägungen von Haustauben.* Z. ind. Abst.-Vererb.-Lehre. Bd. 42.

1913. Clarke, W. E. *Scientific Results of the Scottisch National Antartic Expedition.* Vol. 4. Edinburgh.

1832. Cuvier, G. *Extrait d'un mémoire sur le progrès d'ossification dans le sternum des oiseaux.* Ann. Sci. Nat. (Zool.), Vol. 25.

1889. Davies, H. R. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.* Morphol. Jb. Bd. 15.

1913. Du Toit, P. J. *Untersuchungen über das Synsacrum und den Schwanz von Gallus domesticus.* Jena. Z. Naturw. Bd. 44.

1936. Eldern, G. von der. *Über die Zeichnung der Vogelfedern und die Phylogenie der Federmuster.* Jena, Z. Naturw. Bd. 70.

1940. Erdmann, K. *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schädel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens aus dem Ei.* Z. Morphol. Oekol. Bd. 36.

1866. Fatio, V. *Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes.* Mém. Soc. Phys. Genève. T. 18.

1912. Fehringer, O. *Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern.* Zool. Jb. Syst. Bd. 33.

1888. Fürbringer, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.

1891/93. Gadow, H. *Vögel*, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Syst. Teil. Bd. VI, 4. Abt.

1914. Gain, L. *Oiseaux antarctiques.* Deuxième expédition antarctique française (1908-10). Sciences naturelles, vol. 3. Paris.

1871. Gegenbaur, G. *Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel.* Jena, Z. Naturw. Bd. 6.

1939. Gerber, A. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. suisse Zool. Tome 46.

1940. Géroudet, P. et Robert, P. A. *La vie des oiseaux. Les rapaces, les colombins et les gallinacés.* Neuchâtel.

1935. Goessler, E. *Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel.* Rev. suisse Zool. Tome 44.

1907. Graul, W. *Zur Entwicklung von Vanellus cristatus.* Arch. Naturg. 73. Jahrgang.

1932/37. Groebbels, P. *Der Vogel.* Bd. I, II. Berlin.

1909. Grosser, O. et Tandler, J. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte von Vanellus cristatus.* Heft 9. Jena.

1922. Heinroth, O. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer.* J. Orn. Bd. 70.

1924/31. —— *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin.

1935. Holmes, A. *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae.* Americ. Journ. of Anat. Vol. 56.

1935. Kälin, J. *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne im Tierreich.* C. R. du Cong. intern. Zool. Lisbonne.

1941. —— *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).

1942. —— *Über die Rumpfform und den Lokomotionstypus bei den Vögeln.* Rev. suisse Zool. Tome 49.

1945. —— *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).

1945. Kälin, J. und Keller, R. *Über den Ossifikationsprozess des Skelettes bei Siredon Mexicanus Shaw.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).

1927. Kaufman, L. *Recherches sur la croissance du corps et des organes du pigeon.* Biologie gén. Tome 3. Paris.

1896. Keibel, F. *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder.* Ergebn. Anat. Entw. Jhrgg. 1896.

1900. Keibel, F., Abraham, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes.* Heft 2. Jena.

1946. Keller, R. *Morphogenetische Untersuchungen am Skelett von Siredon mexicanus mit besonderer Berücksichtigung des Ossifikationsmodus beim neotenen Axolotl.* Rev. suisse Zool. Tome 53.

1888. Klee, K. *Bau und Entwicklung der Feder.* Z. ges. Naturw. Bd. 59.

1918. Knopfli, W. *Beiträge zur Morphologie u. Entwicklungsgeschichte des Brustschultergelenkes der Vögel.* Jena. Z. Naturw. Bd. 55.

1933. Kuhn, O. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux Archiv. Bd. 127.

1901. Kulczycki, W. *Zur Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines.* Anat. Anz. Bd. 19.

1933. Lambrecht, K. *Handbuch der Palaeoornithologie.* Berlin.

1925. Lamont, A. *On the Development of the Feathers of the Duck during Incubation Period.* Trans. R. Soc. Edinb. Vol. 53.

1888. Landois, H. *Das Dunennestkleid der Vögel besteht nicht aus Dunen.* Zool. Anz. Bd. 11.

1924. Latimer, H. B. *Postnatal growth of the body, systems and organs of the single comb White Leghorn Chicken.* J. Agric. Res. Vol. 29.

1933. Lowe, P. R. *On the primitive Characters of the Penguins and their Bearing on the Phylogeny of Birds.* Proc. Zool. Soc.

1922. Magnan, A. *Les caractéristiques des oiseaux suivant le mode de vol.* Ann. Sci. Nat. (Zool.), Série 10. Tome 5.

1932. —— *Premiers essais de cinématographie ultrarapide.* Paris.

1895. Meijère, J. C. H. *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* Morphol. Jb., Bd. 23.

1907. Ménégaux, A. *Les Oiseaux.* Première expédition antarctique française (1903-05). Sciences naturelles. Documents scientifiques: T. 9. Paris.

1932. Meylan, O. *Les mues et la succession des plumages chez les oiseaux.* Alauda. Tome 4. livraison 1.

1867. Milne Edwards, A. *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'étude des oiseaux fossiles de la France.* 2 vol. et atlas. Paris.

1930. Nauck, E. Th. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., Bd. 64.

1840. Nitzsch, Chr. L. *System der Pterylographie.* Herausg. H. Burmeister. Halle.

1891/92. Parker, T. J. *Observations on the Anatomy and Development of Apteryx.* Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 182 et 183.

1922. Pässler, R. *Vögel vom Chile.* J. Orn. Jhrgg. 1922.

1934. Peters, J. L. *Check-List of the Birds of the World.* Cambridge.

1935. Petri, Ch. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein.* Vjschr. naturf. Ges. Zürich. Bd. 80.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor., Series A, Vol. I, Pars 1-2. Leiden.

1935. Portmann, A. und Gerber, A. *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. suisse Zool., Tome 42.

1937. Portmann, A. *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans.* Rev. suisse Zool. Tome 44.

1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. suisse Zool. Tome 45.

1913-14. Reichenow, A. *Die Vögel.* Handbuch der systematischen Ornithologie. Stuttgart.

1943. Romeis, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 14. Aufl. München-Berlin.

1907. Schaub, S. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.* Zool. Jb. Anat., Bd. 25.

1912. —— *Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.* Verh. naturf. Ges. Basel. Bd. 23.

1914. —— *Das Gefieder von Rhinochetus jubatus und seine postembryonale Entwicklung.* Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. Bd. 49. Abh. 2.

1927. Schestakowa, G. S. *Die Entwicklung des Vogelflügels.* Bull. Soc. Nat. Moscou. Sect. Biol. Vol. 36.

1937. Schinz und Zangerl. *Beiträge zur Osteogenese des Knochensystems beim Haushuhn, bei der Haustaube und beim Haubensteissfuss.* Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw., Bd. 77.

1911. Spalteholz, W. *Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten und seine theoretischen Bedingungen. Nebst Anhang: Über Knochenfärbung.* Leipzig.

1917. Steiner, H. *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jena. Z. Naturw., Bd. 55.

1922. —— *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskeletts.* Acta zool. Stockh., Bd. 3.

1936. —— *Über die äussere Gestaltung eines 15-tätigen Embryos des Emus, Dromaeus novae hollandiae Lath.*, Rev. suisse Zool. Tome 43.

1938. —— *Der « Archaeopteryx »-Schwanz der Vögelembryonen.* Vjrschr. naturf. Ges. Zürich. Bd. 83.

1927/34. Stresemann, E. *Aves*, im Handbuch der Zoologie von Kükenthal, Berlin.
1873. Studer, Th. *Die Entwicklung der Feder*. Inaug. Diss. Bern.
1878. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder*. Z. wiss. Zool. Bd. 30.
1887. —— *Embryonalentwicklung der Vögel*. In: Die Forschungsreise S.N.S. « Gazelle », 1874/76. III. Teil.
1926. Szielasko, A. *Stercorarius antarcticus zur Brutzeit auf Süd-Georgien im südlichen Eismeer*. Beitr. Fortpfl. Vögel. 2. Jhrg.
1910. Waterston, D. and Geddes. *Report upon the anatomy and embryology collected by the Scottisch National Antarctic Expedition*. Trans. R. Soc. Edimb. Vol. 47.
1907. Wilson, E. A. *Aves*. National Antarctic Expedition (1901-04). Natural History. Zoology II. London.
1908. Wilton, D. A. *Scottisch National Antarctic Expedition*. Edinburgh.
1901. Wohlauer, E. *Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome*. Z. Morphol. Anthrop., Bd. 4. Heft 1.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. 1. Photo générale du c.d.p. Du côté gauche, les ébauches de la première série ont été enlevées pour faciliter l'observation de la deuxième série, tandis que, du côté droit, on aperçoit les bulbes pennigères intacts de la première série. (Stade 3 *c*, agr. env. 4 ×.)

Fig. 2. c.s. (stade 2 *b*). La régularité des rangées longitudinales et obliques est bien visible. (Agr. env. 10 ×.)

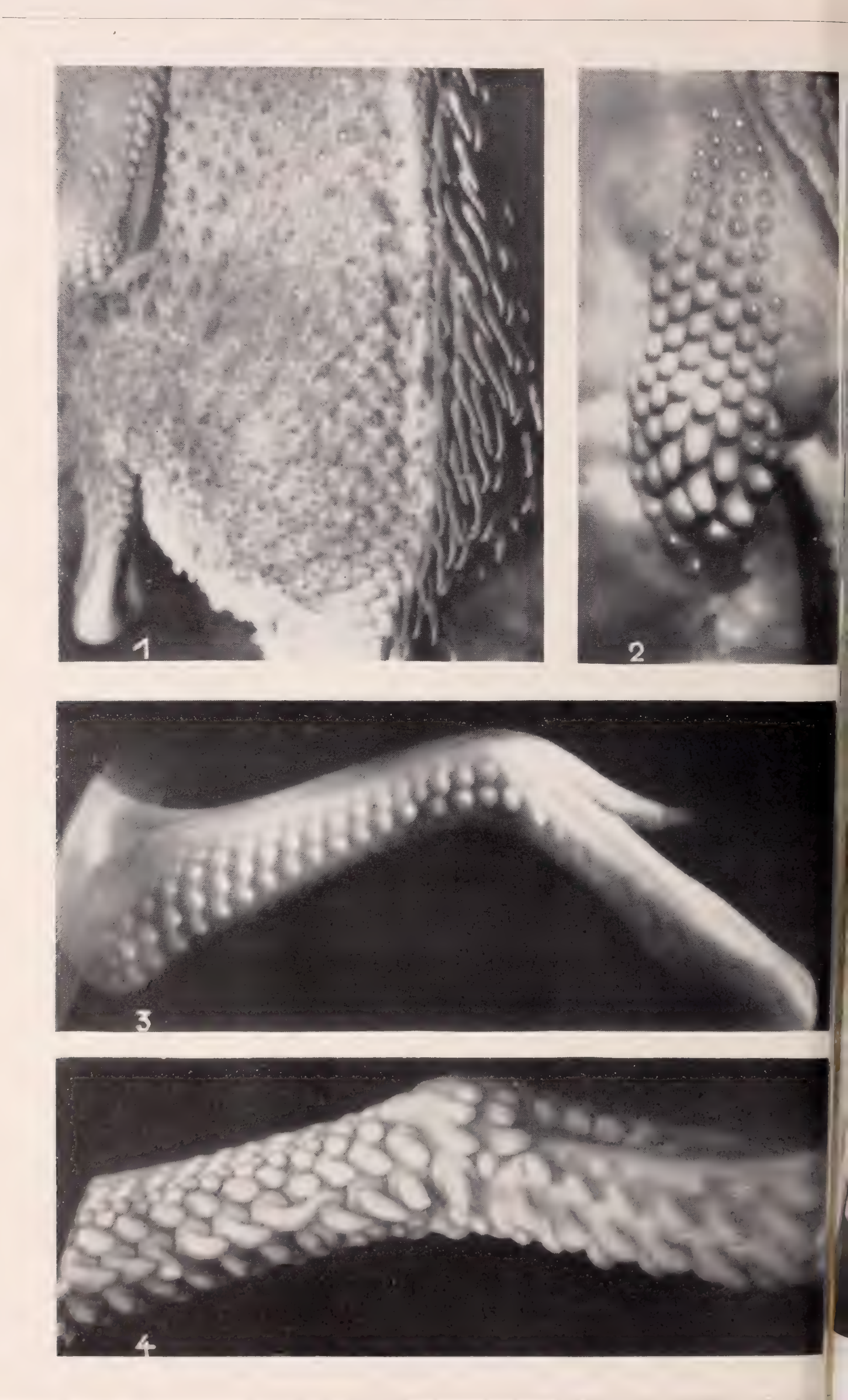
Fig. 3. Photo du c.al. (stade 2 *b*). Dans la rangée des secundariae, on remarque bien la brèche diastataxique. (Agr. env. 15 ×.)

Fig. 4. Photo de la région carpienne (vue proximale, agr. env. 9 ×); remarquer l'insertion nettement plus inférieure des secundariae 1-4 par rapport aux autres pennae de la même rangée de l'avant-bras.

Fig. 5. Photo de la brèche diastataxique; sur le bord inférieur, remarquer l'insertion plus profonde des secundariae 1-4 (agr. env. 9 ×).

Fig. 6. Photo du c.t.f. et du c.b. au stade 3 b (agr. env. 9 ×). Dans certaines zones du c.b., on remarque bien les deux types *a* et *b* de la deuxième série.

Fig. 7. Photo générale de la partie ventrale (stade 3 *b*) montrant la parfaite régularité des rangées obliques. La zone immédiatement en dessus de l'ombilic est endommagée (agr. env. 5 ×).



J. MAILLARD.


5


6


7

Tome 55, Fascicule supplémentaire nº 2 — Octobre 1948

Travail du Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée et de la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève.
Directeur : M. le professeur E. Guyénot.

L'exploration du territoire de la patte antérieure du Triton

(asymétrie, duplicature, orientation des régénérats)

par

Emile GUYÉNOT

Jacqueline DINICHERT-FAVARGER et Mathilde GALLAND

Avec 69 figures dans le texte.

Travail exécuté et publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

SOMMAIRE

INTRODUCTION

L'idée qu'un organisme peut renfermer des territoires autonomes de régénération a été présentée par Guyénot, lorsqu'à la suite de ses expériences d'hétérogreffes entre larves de Salamandre et têtards de Crapaud, il concluait en 1926: « L'organisme est, en

un certain sens, une mosaïque de territoires ayant des potentialités morphogènes propres et qui les perdent, indépendamment les uns des autres. »

Cette notion allait bientôt être solidement fondée sur une triple base expérimentale.

1. C'est la *méthode de la déviation des nerfs*, dont nous exposerons plus loin l'histoire et la technique, qui révèle le plus directement l'existence de territoires de régénération. Un nerf sciatique, dévié à une certaine distance du membre postérieur, excite le territoire correspondant qui répond en produisant, par un processus comparable à une régénération, une patte surnuméraire et hétérotopique. Si le nerf est dévié trop en avant, il sort du territoire et ne fait plus rien pousser. S'il est introduit dans la région de la crête dorsale, il provoque la formation d'une crête supplémentaire. Amené à la base de la queue, il déclenche la production d'un organe caudiforme.

De même, le nerf brachial, dévié à une certaine distance du membre dans la région de l'épaule, provoque l'apparition d'une patte antérieure surnuméraire. Amené trop en avant ou en arrière, hors des limites du territoire, le nerf ne détermine aucune régénération. Dévié dans le territoire de la crête, il y induit la formation d'une petite crête supplémentaire.

Ces expériences faites, à la suite de la belle découverte de P. Locatelli (1923, 1924), par Guyénot et Schotté (1926) conduisirent les auteurs à penser que le nerf n'exerçait qu'une action banale d'excitation sur des territoires qui répondent chacun selon leurs propres potentialités morphogènes. De là, la notion, développée par Guyénot (1927) que l'organisme est une mosaïque de territoires dont les limites ne peuvent être révélées que par l'expérimentation Les frontières sont nettes: lorsqu'un nerf est dévié à la limite de deux ou de trois territoires adjacents (Bovet, 1930), la réponse est la formation d'organes composites, de chimères bipartites ou tripartites.

2. Les expériences de *transplantation* montrent que chaque territoire conserve, quel que soit le lieu où on le greffe, ses propres potentialités. Le fait, déjà constaté pour la patte par Kurz (1912), a été établi pour la queue par de Giorgi (1923), pour le territoire du museau par Vallette (1929). Ces faits ont été confirmés par

WEISS (1923), MILOJEVIC (1924), étendus par GUYÉNOT et PONSE (1930).

3. La propriété régénératrice étant liée à un certain territoire, il est évident que l'*ablation complète* d'un territoire doit supprimer la régénération correspondante. C'est ce que SCHOTTÉ (1926) a pu montrer pour le territoire de la queue et ce que VALLETTE (1926, 1929) a établi pour celui du museau.

L'existence des territoires de régénération étant démontrée et leurs limites approximativement fixées, il restait, pour essayer d'en préciser la signification, à explorer systématiquement l'un de ces territoires. Nous avons choisi celui de la patte antérieure de *Triton cristatus* adultes. Encore, cette recherche qui est très laborieuse n'a-t-elle été effectuée que suivant l'axe dorso-ventral du territoire. Comment se présentent, le long de cet axe, les potentialités morphogènes ? Celles-ci sont-elles également réparties ? Peut-on obtenir, en tous points, avec une égale fréquence, des pattes complètes ? Ou bien observera-t-on que la puissance régénératrice, très forte dans le membre et dans son voisinage immédiat, s'affaiblit à mesure qu'on s'approche de la périphérie, atténuation qui pourrait se traduire, par exemple, par des formations de plus en plus déficitaires ? Le territoire est-il isodyname ou présente-t-il les caractères d'un c h a m p dans lequel la puissance morphogène décroîtrait le long d'un gradient ?

C'est à l'étude de ce problème qu'ont été consacrées les présentes recherches. Une partie des résultats a été présentée sous une forme préliminaire par DINICHERT et GUYÉNOT (1946) et Mme DINICHERT-FAVARGER (1947). Le présent mémoire contient, en outre, la relation d'expériences inédites concernant le retournement de 180° du territoire et la déviation sur le flanc gauche du nerf brachial droit.

La morphologie interne des régénérats a été étudiée par Mlle GALLAND. Nos recherches aboutissent à montrer une remarquable distribution, dans le territoire, des facteurs encore inconnus qui conditionnent la duplicature, l'asymétrie et l'orientation de l'axe dorso-ventral des régénérats.

Chapitre premier

LA MÉTHODE DE LA DÉVIATION DES NERFS ET SES RÉSULTATS

A. *Historique.*

C'est Fritsch (1911) qui paraît avoir fait, sans y avoir attaché d'ailleurs beaucoup d'importance, les premières observations. Cet auteur extirpait, aussi complètement que possible, sur des larves de *Triton alpestris*, de *T. taeniatus* et de *Salamandra maculosa*, la région de la patte antérieure, y compris la ceinture scapulaire. Le but était de vérifier les résultats de Philipeaux (1866) qui, après semblable opération, avait constaté que la patte ne pouvait plus être régénérée. Or, sur 170 animaux, Fritsch obtint 121 régénérats. Il remarqua, et ses figures le montrent clairement, que c'est exactement au point où aboutissait l'extrémité sectionnée du plexus brachial que se formaient un épaississement de l'ectoderme et une accumulation de cellules mésenchymateuses constituant la première ébauche du bourgeon de régénération. Il vit dans cette relation une preuve de l'influence du système nerveux sur la régénération et nota que ces bourgeons, formés en face de la terminaison du plexus, pouvaient occuper « une place qui ne correspond nullement à la situation de la future extrémité ». Cette observation correspond exactement aux résultats que peut produire la déviation expérimentale d'un tronc nerveux.

En 1923, P. Locatelli décrivit deux Tritons chez lesquels les racines du plexus lombo-sacré avaient été sectionnées après ouverture de la ceinture pelvienne: sur le flanc, là où la plaie avait été ouverte et les racines entraînées, s'étaient formés des régénérats anormaux auxquels la présence de doigts donnait l'aspect de pattes. Cette observation fortuite conduisit l'auteur à dévier le nerf ischiatique dans les muscles dorsaux, au-dessus de la patte postérieure. Locatelli (1925, 1926) obtint ainsi une série de pattes surnuméraires plus ou moins complètes.

L'auteur interpréta ce résultat en admettant qu'il était dû à une action morphogène spécifique du nerf dévié. En fait, une telle conception était, déjà à l'époque, inadmissible. On savait, grâce

aux expériences de Kurz (1912) sur *T. cristatus*, que des tranches de jambe implantées sur le flanc, à égale distance des membres antérieur et postérieur, peuvent, dans ce nouvel emplacement, donc avec une innervation étrangère, régénérer une patte postérieure à 5 orteils. On savait aussi, par les expériences de Giorgi (1923) que des tranches de pattes de larves de Salamandre, transplantées sur le dos, y régénèrent, sous l'influence de nerfs n'appartenant ni au plexus lombo-sacré ni au plexus brachial, des pattes bien formées terminées par un pied à cinq orteils (tranches de jambe) ou une main à quatre doigts (tranches d'avant-bras).

P. Weiss (1924) venait de montrer, sur la larve de Salamandre, qu'un bras transplanté à la place de la jambe ou une jambe transplantée à la place du bras, régénèrent le premier une main à quatre doigts (avec innervation lombo-sacrée), la seconde un pied à cinq orteils (avec innervation brachiale).

Locatelli (1929) crut pouvoir maintenir son opinion en se basant sur les remarques suivantes: 1° Quand le nerf est dévié, vers le dos, au niveau de l'articulation sacro-iliaque, elle obtient tantôt des membres complets, tantôt des formations atypiques. Si, dit-elle, le nerf n'intervenait que comme excitant banal à la croissance, les tissus d'une même région devraient toujours donner le même résultat. L'argument est sans valeur car il ne tient aucun compte des multiples conditions secondaires que nous analyserons plus loin et qui peuvent modifier la morphologie des régénérats. 2° Pour une même région, suivant Locatelli, le membre surnuméraire serait d'autant plus complet que la pénétration des 17e et 18e racines du plexus se ferait plus directement, sans avoir eu à suivre un parcours étendu le long duquel elles perdraient beaucoup de fibres. L'auteur cite le cas d'une patte dont l'innervation était défectueuse et qui manquait des parties proximales: elle pense que seules avaient pu pénétrer dans le bourgeon les fibres nerveuses correspondant à la formation du tarse et des orteils. Non seulement le nerf agirait en déterminant la nature patte du régénérat, mais il y aurait des fibres formatrices des divers segments du membre !

Il aurait été plus simple, semble-t-il, d'envisager, entre autres explications, une action quantitative des fibres nerveuses sur la masse du régénérat. On sait qu'à partir d'un blastème réduit, ce

sont les parties distales qui, se formant les premières, sont le plus sûrement réalisées tandis que les parties proximales manquent ou sont incomplètes. Cependant, LOCATELLI refuse de prendre en considération une telle influence quantitative des nerfs sous le prétexte qu'elle ne saurait expliquer la formation de pattes duplicaturées ou triplicaturées. Cette objection, remarque avec raison BOVET (1930), révèle une entière incompréhension de la genèse des duplicatures. Il y a longtemps, en effet, que HARRISON (1918) a montré qu'il n'y a aucun rapport entre la masse d'un bourgeon de patte et l'apparition de la duplicature: ces formations doubles se produisent aussi bien lorsqu'on transplante chez l'embryon, mais en position dysharmonique, un bourgeon entier de patte, un demi-bourgeon ou deux bourgeons superposés.

Nous ajouterons, en ce qui concerne la prétendue action spécifique de certaines fibres, que nous avons pu obtenir des pattes complètes en déviant: *a* le tronc III ou le tronc IV du plexus brachial; *b* le nerf brachial long inférieur avec ses deux branches; *c* une seule de ces branches; *d* un nerf brachial préparé sur toute sa longueur de manière à faire aboutir le nerf droit, tout près du membre gauche.

Faut-il encore rappeler que BALINSKY (1925, 1926) a déterminé la formation d'une patte supplémentaire en transplantant, sur des embryons de *T. taeniatus*, dans le flanc, à distance de l'un ou l'autre membre, une vésicule auditive. Il s'agit là d'un phénomène d'induction révélant les potentialités morphogènes latentes du territoire patte qui est plus étendu que chez l'adulte et aboutissant à la formation d'une patte avec une innervation complètement étrangère. Ces résultats ont été confirmés par FILATOW (1925) qui a même réussi à induire la formation d'une patte au moyen de corps étrangers (lamelles de celloïdine, de gélatine, esquilles osseuses). GLICK (1931) a utilisé comme agent inducteur l'implantation d'une capsule nasale.

Bien que ces dernières expériences soient relatives à des phénomènes d'induction embryonnaire, elles contribuent à montrer la non-action morphologique des nerfs et sont en accord avec l'interprétation que donnèrent GUYÉNOT et SCHOTTÉ (1926) des résultats obtenus par LOCATELLI et par eux-mêmes. Leurs observations sur la relation entre la masse du régénérat et la morphologie réalisée (GUYÉNOT et SCHOTTÉ, 1923), celles relatives à la régénération

de segments de pattes transplantés sur le dos (Giorgi et Guyénot, 1923), leur firent considérer comme invraisemblable l'action morphogène spécifique attribuée aux troncs nerveux par Locatelli.

Ils furent ainsi conduits à refaire les expériences de cet auteur sur le nerf sciatique et à les étendre en déviant le nerf brachial, en diverses directions, dans l'épaule. Surtout, ils eurent l'idée de dévier le nerf brachial dans la région de la crête dorsale et le nerf sciatique à la base de la queue. Ils constatèrent que la réponse était alors entièrement différente: ce n'était plus une patte que faisait pousser le nerf dévié, mais une portion de crête ou une petite queue sans squelette. Faisant d'autre part aboutir le nerf, assez loin, en avant ou en arrière du point d'insertion du membre normal, ils observèrent qu'il ne provoquait alors la croissance et la différenciation d'aucune ébauche.

C'est sur ces résultats essentiels et nouveaux que les auteurs fondèrent leur conception d'après laquelle le nerf agit en tant qu'excitant banal, la réponse dépendant des potentialités morphogènes, non du nerf, mais du territoire dans lequel on le fait aboutir. Cette interprétation qui s'est révélée féconde a été vérifiée par les recherches minutieuses de Bovet (1930) et a reçu des expériences de transplantation et d'ablation de territoires une éclatante confirmation.

B. *Technique.*

La déviation d'une des branches (III ou IV) du plexus brachial est simple. Par deux incisions en T, on met le plexus à nu, on dégage complètement la branche choisie et on la sectionne juste à son point d'union avec les autres rameaux; on la fait aboutir à la surface dans une partie du territoire qui est nécessairement voisine de la crête. On fait les sutures cutanées en laissant une aire dénudée autour du point d'affleurement du tronc nerveux.

La déviation du nerf brachial long inférieur et de ses deux branches nécessite une préparation soigneuse du nerf. L'animal anesthésié est couché sur le flanc, la patte étendue transversalement, la face dorsale en haut, la main fixée à la table de liège par une épingle. Une incision au bistouri fend la peau depuis la région de l'épaule où l'on veut faire aboutir le nerf (par exemple à mi-distance entre le membre et la crête) jusqu'au poignet. La peau est dégagée et rabattue des deux côtés. Dans le bras, on

résèque le muscle triceps, on désarticule le coude, on soulève et libère l'humérus qui est généralement désarticulé à l'épaule. On extirpe ensuite les deux os du zeugopode. Le nerf, accompagné de l'artère, est alors complètement visible. Avec de fines aiguilles on le libère peu à peu des muscles, des vaisseaux jusqu'à ce qu'on puisse faire passer librement, au-dessous de lui, une aiguille sur toute sa longueur. Il ne faut jamais essayer de le saisir ou de le pincer.

La préparation au niveau de l'épaule varie avec le point d'aboutissement. Il faut sectionner des muscles, parfois réséquer une partie du scapulum, de façon à libérer le tronc nerveux jusqu'au plexus et lui tracer la voie selon laquelle il sera dévié. Par ses ramifications, le nerf qui est dédoublé depuis le coude, adhère à la région du carpe. On découpe dans ce dernier un segment que l'on saisit à la pince et grâce auquel on peut soulever et déplacer le nerf sans le toucher. Il est alors récliné vers le dos et amené au point où on désire le faire aboutir. On suture la peau dans l'épaule jusqu'à la naissance du bras; celui-ci est amputé au ras de l'épaule. On dénude une petite aire autour du point d'aboutissement du nerf, de façon à retarder la cicatrisation cutanée. Enfin, soulevant le fragment de carpe auquel le nerf adhère encore, on sectionne au niveau convenable le tronc nerveux.

Il est bon que le nerf dépasse légèrement la surface, car il subit toujours dans la suite un certain degré de rétraction. Il paraît utile de le coiffer d'un caillot sanguin qui forme protection. L'opération est effectuée avec une asepsie relative: instruments stérilisés dans un bain d'alcool; soie, coton, gaze, champs stérilisés à l'autoclave. Les opérés sont conservés, suivant notre technique usuelle, dans des sacs de toile stériles, arrosés à l'eau stérilisée. On enlève les fils, en une ou deux fois, au bout de 8 à 10 jours. Après cicatrisation complète de la plaie, les animaux sont remis dans l'eau, en cristallisoirs.

Même si l'on a pris toutes les précautions pour éviter de blesser le nerf, les résultats positifs ne s'observent guère que dans dix pour cent des cas, au plus. Dans ce pourcentage n'entrent pas en ligne de compte tous les insuccès dus à des causes accidentelles (infections, mauvaises sutures, etc...).

Le plus souvent, dans les cas négatifs, il se forme sur la déviation une saillie blanche qui ne s'accroît pas et qui est bientôt recou-

verte par la peau dure et pigmentée. On observe alors que le nerf n'est pas resté en place: par suite de sa rétraction ou des tiraillements exercés par les contractions des muscles de l'épaule, il a passé en profondeur. Tout nerf qui se trouve ainsi couché parallèlement à la surface sous la peau, et ce qui est pire, sous une lame musculaire, ne donne absolument rien. On peut cependant recommencer l'opération, dégager le nerf et le faire aboutir à la surface en un point différent.

Même si le nerf est bien resté en place et a entraîné la formation d'un cône qui a commencé à s'accroître, le succès n'est pas assuré pour autant. Le jeune bourgeon est rapidement envahi et recouvert par la peau qui l'étouffe. Il faut alors le dénuder à plusieurs reprises. S'il est resté trop longtemps arrêté dans sa croissance par la peau cicatricielle, il peut subir une différenciation interne, avec formation d'un cartilage axial, que recouvre une coiffe de fibres musculaires. Il ne suffit plus alors de le dénuder; il faut en outre l'amputer plus ou moins profondément. On peut alors obtenir, mais pas toujours, une nouvelle différenciation.

Il arrive aussi que les fibres nerveuses sortent des gaînes là où le nerf dévié forme un coude et qu'elles reprennent la direction de l'axe du membre. Le régénérat, né sur la déviation, s'étiole, cesse de s'accroître et peut être entièrement résorbé. La vitesse de croissance des régénérats sur déviation est d'ailleurs toujours très inférieure à celle d'un régénérat axial. Aussi, la concomitance d'une régénération axiale représente-t-elle une condition défavorable pour un régénérat formé sur une déviation proche du membre normal. Elle crée un afflux de matériaux qui feront défaut au bourgeon né sur la déviation: de là son étiolement et la réalisation d'une patte hypotypique.

C. *Etude morphologique des régénérats.*

Non seulement, les régénérats formés sur déviation peuvent être complets ou partiels, mais, suivant le point du territoire où ils ont pris naissance, ils peuvent être simples, avec leur axe radio-cubital normal on inverti, ou encore duplicaturés, parfois tétraplicaturés. Il est alors nécessaire, d'une part, d'étudier leur squelette, d'autre part de définir leurs relations d'asymétrie.

La plupart des régénérats, après avoir été dessinés ou photographiés, ont été éclaircis par la méthode suivante. Une fois la

peau enlevée, les pièces qui ont été fixées au formol et lavées à l'eau, sont traitées par l'alcool à 70°, colorées au vert de méthyle acétique puis à l'alizarine. Après passage dans l'alcool à 100°, les pattes sont éclaircies par le toluol et conservées dans un mélange de salicylate de méthyle (27 cc) et d'isosaphrol (7 cc) ou simplement dans le salicylate de méthyle ou même dans le toluol. Cette technique colore en vert les cartilages et en rouge les parties ossifiées. Les dessins ont été effectués, suivant diverses orientations, à la chambre claire.

Les relations d'asymétrie, la détermination des axes antéro-postérieur, dorso-ventral et proximo-distal ont été l'objet de nombreuses études, effectuées surtout par la transplantation, chez l'embryon, des ébauches présomptives de pattes. A cet ensemble de recherches restent attachés les noms de Harrison, Swett, Nicholas, Gräper, etc. Il a été ainsi possible de montrer qu'à un certain stade l'axe antéro-postérieur est irréversiblement fixé alors que l'axe dorso-ventral peut encore être inversé, la patte se développant, à ce point de vue, conformément à son lieu d'implantation et non à sa position originelle.

Chez le Triton adulte, les deux axes sont entièrement déterminés, ainsi que le montreront les expériences dans lesquelles nous avons fait subir au territoire de la patte une rotation de 180°. Pour l'interprétation de nos résultats, nous définirons les types suivants qui ne correspondent pas toujours à la nomenclature des auteurs et que nous décrirons pour le côté droit qui est celui sur lequel ont porté la plupart de nos opérations.

I. Patte droite normale (fig. 1, A). — Le bourgeon, au moment de sa croissance, pointe en arrière. Quand la patte est rabattue contre le flanc, en position de repos, elle est dirigée la main en arrière, le bord cubital (doigt IV) dorsal, le bord radial (doigt I) et le pli du coude ventraux. La face palmaire ou de flexion des doigts est tournée contre le flanc; la face dorsale ou d'extension est tournée en dehors.

II. Patte gauche normale (fig. 1, B). — Le bourgeon en croissance pointe en avant. En position de repos, la patte est dirigée vers la tête, la face palmaire contre le corps, la face d'extension tournée vers l'extérieur. Le bord cubital est dorsal; le bord radial et le pli de flexion du coude sont ventraux.

Cette patte correspond à une inversion de l'axe antéro-postérieur avec conformité de l'axe dorso-ventral. C'est ce que donnerait une transplantation hétéropleurale de patte gauche sur le côté droit en en position dorso-dorsale (d-d).

III. Patte droite invertie (fig. 1, C). — La patte est dirigée en arrière, la face palmaire contre le flanc, la face dorsale externe.

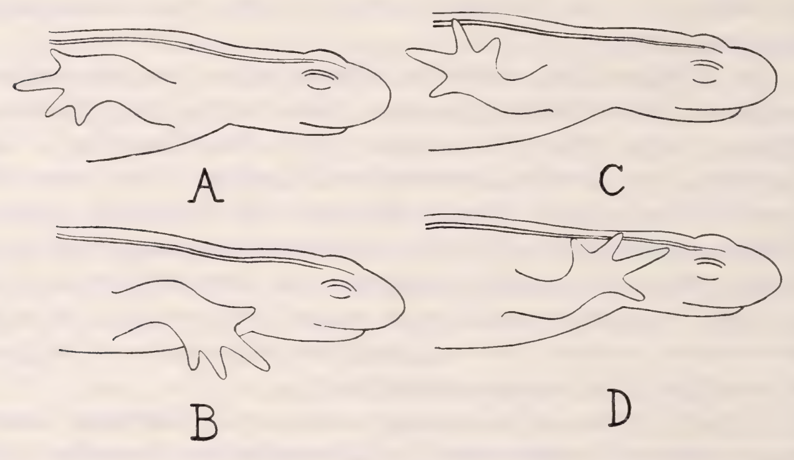


FIG. 1.

Schémas représentant, pour le *côté droit*, les quatre types fondamentaux de pattes. A, patte droite normale; B, patte gauche normale; C, patte droite invertie; D, patte gauche invertie.

Le bord radial (doigt I), avec le pli de flexion du coude, est maintenant dorsal et le bord cubital (doigt IV) ventral.

Cette patte correspond à une inversion de l'axe dorso-ventral avec conformité de l'axe antéro-postérieur. C'est ce que donnerait une implantation hétéropleurale de patte gauche sur le côté droit en position dorso-ventrale (d-v).

IV. Patte gauche invertie (fig. 1, D). — La patte est dirigée en avant, la face palmaire tournée vers le corps, la face d'extension vers l'extérieur. Le bord radial, avec le pli de flexion du coude, est dorsal; le bord cubital est ventral.

Cette patte correspond à ce que donnerait une inversion de l'axe antéro-postérieur et de l'axe dorso-ventral. C'est le type que l'on obtient comme régénérat axial après retournement de 180° du territoire de la patte droite.

A ces quatre types primaires peuvent correspondre quatre formations réverses qui ont comme caractère commun d'avoir la face palmaire tournée en dehors et que nous n'avons rencontrées que comme formations secondaires dans les duplicatures. La patte gauche réverse est l'image en miroir d'une patte droite normale, la patte droite réverse l'image d'une patte gauche normale. Deux pattes réverses inverties sont, la gauche, l'image d'une droite invertie, la droite, l'image d'une gauche invertie.

Chapitre II

DÉVIATION DU NERF BRACHIAL DANS LE STYLOPODE

La déviation du nerf brachial long inférieur a été faite dans le stylopode, à sa face ventrale, près de l'aisselle, ou à sa face dorsale. Il y a eu deux sortes de résultats: la régénération de pattes à quatre doigts et des formations hypotypiques.

A. *Pattes régénérées à quatre doigts.*

Nº 137. — Déviation du nerf brachial droit à la face ventrale près de l'aisselle; le bras est amputé au-dessous du coude. Au bout de deux mois, on note la présence d'un beau bourgeon sur la déviation, ainsi que celle d'un bourgeon axial. Dans la suite, le bourgeon né sur la déviation se déplace dans le sens distal, entraîné par la migration des matériaux qui affluent vers la surface de régénération axiale. Au bout de quatre mois et demi, il s'est formé un régénérat axial normal, comprenant l'avant-bras et la main; le régénérat sur déviation a donné également une main à quatre doigts et un avant-bras, insérés sur le membre axial un peu au-dessus du coude. Les régénérats sont photographiés à ce moment (fig. 2). L'animal est fixé quatre mois plus tard.

La patte formée sur l'axe est une patte droite normale avec le doigt IV du côté dorsal; la patte formée sur la déviation est également une patte droite normale, simple, non duplicaturée.

La même opération avait été faite du côté gauche: tandis que le moignon de bras régénéra une patte gauche normale, le régénérat

sur déviation, qui était en place dans l'aisselle, ne donna qu'une formation hypotypique à un seul doigt. On peut penser que la différence des résultats tient à ce qu'à gauche la déviation est restée dans l'aisselle, à l'écart de l'afflux des matériaux formateurs; à droite, au contraire, la déviation, ayant été



Fig. 2.

Photographie des régénérats du nº 137 (en haut, dimensions normales; en bas × 2). On voit, en haut de la figure, le régénérat axial dont les doigts se suivent, de haut en bas, dans l'ordre IV, III (le plus long) II, I; plus ventralement, le régénérat né sur la déviation dont les doigts se suivent dans le même ordre; les deux faces d'extension sont tournées vers l'observateur.

déplacée au point d'arriver presque au lieu d'amputation du bras, bénéficia de l'afflux des matériaux vers la surface axiale.

Nº 131. — On fait la déviation, du côté gauche, à la face ventrale du bras et on ampute ce dernier au-dessus du coude, le 31 août 1944. Au mois d'octobre, on note un cône axial de

régénération sur le moignon et un cône sur la déviation. Ce cône est étiré à sa base, ce qui est en rapport avec son déplacement en direction axiale (fig. 3, *a*).

Le 8 décembre (fig. 3, *b*), il y a deux palettes: une sur l'axe, bifurquée et plus grosse; une sur la déviation avec indication de trois doigts et une base encore étirée. En janvier (fig. 3, *c*), les deux

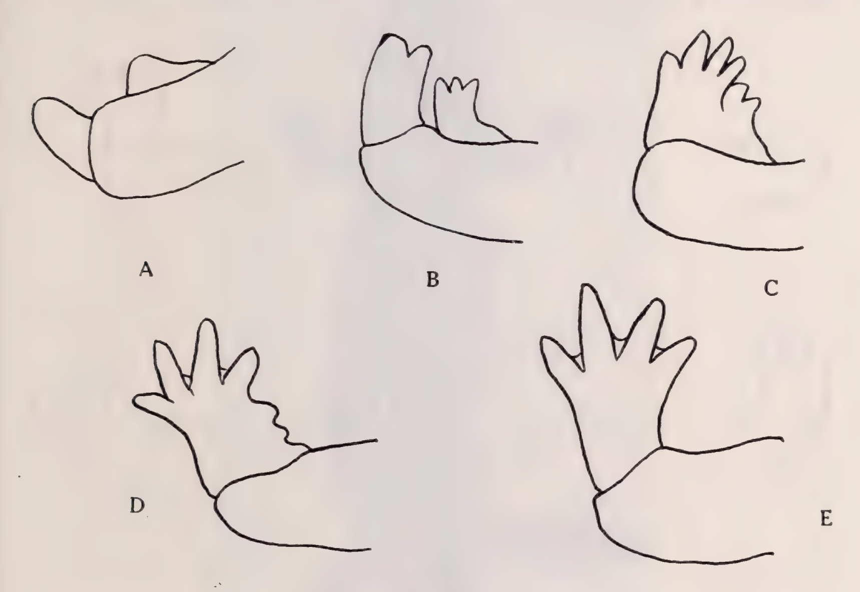


Fig. 3.

Croquis montrant les phases de la régénération du n° 131. *a*, gros cône sur l'axe et cône sur la déviation se déplaçant en direction axiale; *b*, palette à deux doigts indiqués sur l'axe; palette avec indication de trois doigts sur la déviation, très proche du régénérat axial; *c*, fusion des deux régénérats; *d*, assimilation par le régénérat axial du régénérat sur déviation; *e*, l'assimilation est complète et aboutit à une patte axiale simple.

régénérats se sont soudés; le régénérat sur la déviation est progressivement assimilé par le régénérat axial et n'est plus indiqué, en avril (fig. 3, *d*), que par quelques indentations latérales. Finalement, il se forme une seule main gauche normale sans duplicature (fig. 3, *e*).

On assiste ici à un remarquable phénomène d'assimilation et de r é g u l a t i o n , consécutif à une fusion de deux régénérats, rendue possible par le déplacement de la déviation qui l'a amenée distalement au contact du régénérat axial.

N° 164. — On dévie, à droite et à gauche, le nerf brachial à la face ventrale du bras, dans l'aisselle et on ampute dans le milieu des stylopodes, le 24 janvier 1945. Il n'y a ni d'un côté ni de l'autre de régénération axiale. Le 1er avril, on observe sur les faces ventrales des deux moignons deux saillies blanches qui ont déjà émigré en direction distale. Le 30 avril, ce sont deux cônes insérés ventralement, tout près de l'extrémité cicatrisée des moignons (fig. 4, *a*).

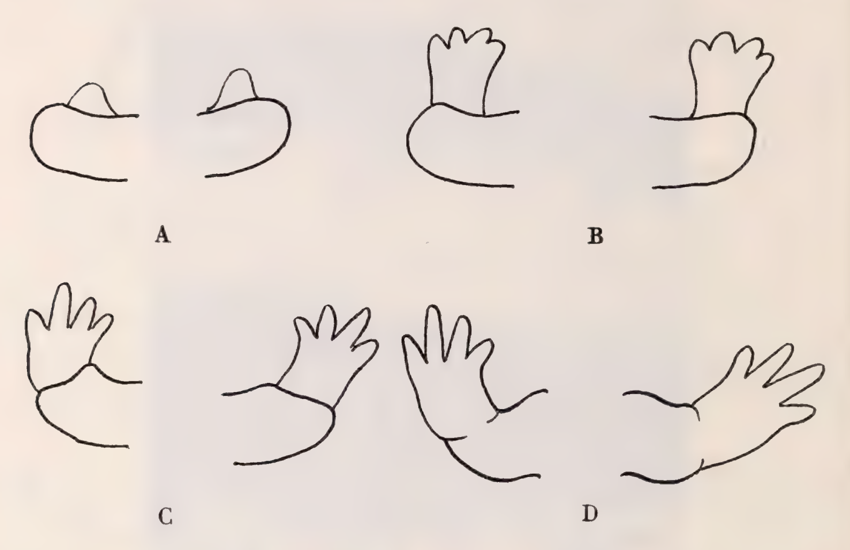


Fig. 4.

Croquis montrant les phases de la régénération des pattes gauche et droite du n° 164. Il n'y a pas de régénération axiale: *a*, les deux cônes formés sur les déviations dans l'aisselle se sont déjà déplacés en direction axiale; *b*, les deux cônes sont devenus des palettes avec doigts indiqués; *c*, deux mains subaxiales à quatre doigts; *d*, les deux régénérats sont devenus axiaux par migration.

Chacun de ces cônes donne une palette avec indication des doigts (Fig. 4, *b*), puis une main insérée encore obliquement sur le bras (fig. 4, *c*).

A partir de ce moment, la base d'insertion des régénérats se déplace donnant ainsi deux pattes devenues terminales (fig. 4, *d*) et qui sont des pattes gauche et droite normales, sans duplicature (fig. 5).

N° 168. — Déviation, à droite et à gauche, du nerf brachial à la face antéro-dorsale du bras et amputation au milieu du bras,

le 23 novembre 1944. Deux mois plus tard, il y a, à droite, insérée dorsalement mais déjà proche de l'extrémité du moignon cicatrisé, une palette avec indication des doigts. Du côté gauche, il n'y a ni régénérat axial, ni régénérat sur la déviation. On réopère alors en



Fig. 5.

Photographie du nº 164 (× 1,3). On voit les deux régénérats, nés à droite et à gauche sur déviations dans l'aisselle, qui se sont déplacés jusqu'à occuper la situation de deux régénérats axiaux.

faisant aboutir cette fois le nerf gauche ventralement près de l'aisselle. Au mois d'avril, cette nouvelle déviation a produit un régénérat qui se déplace également en direction distale.

Au mois de juin (fig. 6, *a*), les deux régénérats ont donné des avant-bras et des mains à quatre doigts, dont l'insertion devient de plus en plus terminale. Ici encore, lorsque l'animal est fixé, huit mois après l'opération, il y a deux pattes normales, non dupli-

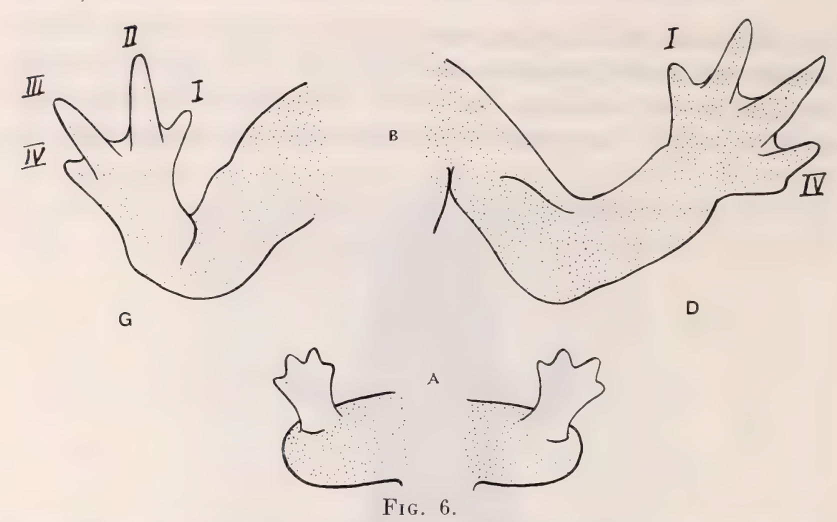


FIG. 6.

Croquis des régénérats du nº 168. Il n'y a pas de régénération axiale: *a*, les deux palettes formées de chaque côté sur les déviations se sont déplacées vers l'axe; *b*, les régénérats sont devenus terminaux.



FIG. 7.

Croquis montrant l'histoire des régénérats du nº 169, formés sur les déviations, à gauche et à droite, à la face dorsale des bras: *a*, deux cônes qui se sont déplacés en direction des surfaces d'amputation qui ne régénèrent pas; *b*, les cônes ont grandi; *c*, ils sont devenus des palettes subterminales avec indication des doigts; *d*, les régénérats sont devenus terminaux.

caturées, nées sur les déviations et simulant des régénérats axiaux (fig. 6, *b*).

N° 169. — Déviation, à droite et à gauche, du nerf à la face antéro-dorsale du bras qui est amputé en son milieu, le 23 novembre

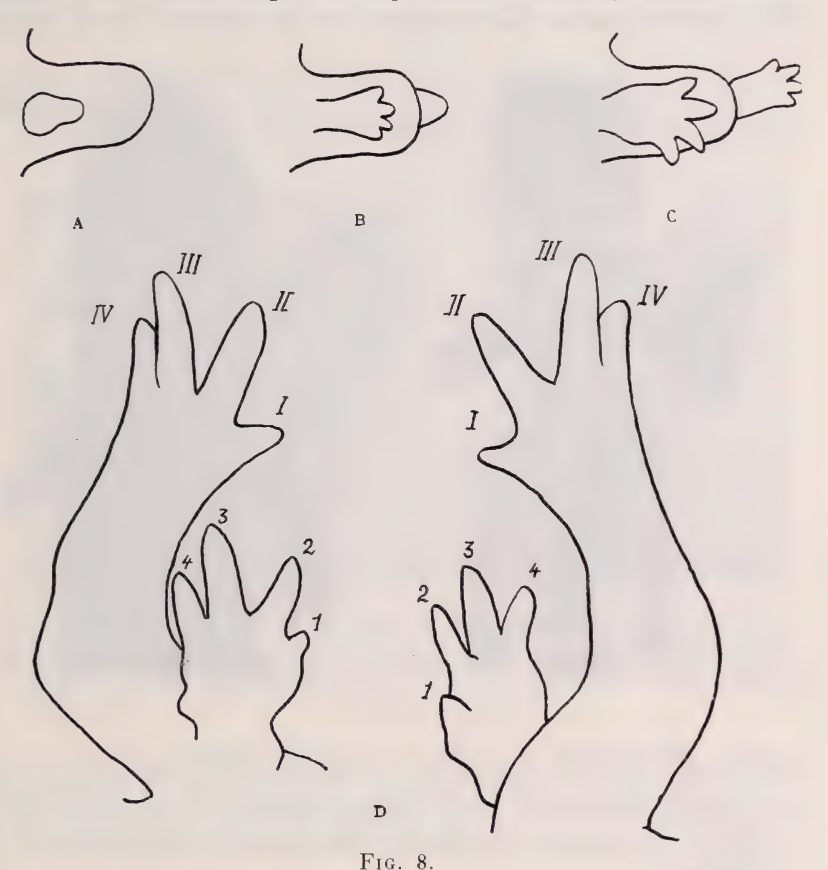


FIG. 8.

Croquis résumant les phases de la régénération de la patte droite du n° 179: *a*, un cône sur le bras amputé au niveau de la déviation; *b*, un cône apparaît sur l'axe tandis que le régénérat sur déviation est devenu une palette avec indication des doigts; *c*, une main axiale et une main semblablement orientée sur la déviation; *d*, la patte axiale régénérée et la main formée sur la déviation, en vue ventrale et en vue dorsale.

1944. Deux mois plus tard, les moignons sont complètement cicatrisés. Sur les déviations se sont formés deux cônes qui se sont déjà déplacés en direction distale (fig. 7, *a*, *b*). Au mois d'avril (fig. 7, *c*), les deux régénérats sont des palettes qui, en mai, sont devenues

les avant-bras et les mains de deux pattes normales, non duplicaturées et qui ont fini par devenir axiales (fig. 7, *d*).

N° 179. — Le nerf brachial est dévié des deux côtés, près de l'aisselle du bras qui est amputé au-dessus du coude, le 13 décembre 1944. Du côté gauche, il ne se forme pas de régénérat sur la dévia-



Fig. 9.

A gauche, photographie du n° 179, vu par la face ventrale (× 1,3): on voit, se profilant sur un papier noir, la petite main née sur la déviation à la face ventrale de la patte droite. A droite, photographie du n° 146, vu par la face ventrale (× 1,3): on voit, implanté sur le bras de la patte axiale régénérée, le régénérat hypotypique, à deux doigts, qui s'est formé sur la déviation.

tion; il y a, par contre, sur le moignon un cône qui évolue assez rapidement en donnant une patte axiale normale.

A droite, il y a double régénération sur la surface du moignon et sur la déviation. C'est sur cette dernière qu'un régénérat apparaît en premier lieu (fig. 8, *a*). La régénération axiale débute, en mai, par un cône alors que le régénérat sur déviation est déjà une petite patte à quatre doigts (fig. 8, *b*), insérée près de l'aisselle (fig. 9, *à gauche*). Deux mois plus tard, il y a une petite patte axiale

normale et, sur la déviation, une main à quatre doigts qui s'est pédiculisée et qui manque du squelette proximal (fig. 8, *c*). Lorsque l'animal est fixé, le 4 novembre 1945, onze mois après l'opération, la patte axiale est bien développée et porte ventralement une main épaisse à quatre doigts dont un s'est réduit. Ce sont deux extrémités droites qui paraissent semblablement orientées (fig. 8, *d* et fig. 10). En tout cas, la patte formée sur la déviation n'est pas duplicaturée.

A ces six cas, on peut ajouter celui qui a été décrit et figuré



FIG. 10.

Photographie du nº 179, vu par la face ventrale (× 1,4 à gauche; × 2,8 à droite). On voit le régénérat axial de la patte droite et la main formée sur la déviation du nerf dans la région de l'aisselle.

par GUYÉNOT et PONSE (1930). La déviation du nerf brachial droit à la face ventrale du bras avait produit la formation d'une patte à quatre doigts orientée comme la patte axiale (pl. VI, fig. 12).

B. *Pattes hypotypiques.*

Nº 140. — On dévie, à droite et à gauche, le nerf brachial près de l'aisselle et on ampute le bras au-dessous du coude. Deux mois plus tard, la régénération axiale est déjà en train, sous forme d'une cône volumineux à droite et d'une palette avec indication des doigts à gauche. Sur les déviations, on note deux cônes (fig. 11, *a*).

Au bout de quatre mois, le régénérat axial gauche a donné une main normale tandis que celui de droite est toujours à l'état de

cône. Sur les déviations, les cônes ont persisté sans progrès et sont entourés à la base de peau pigmentée (fig. 11, *b*). Bien qu'on ait enlevé cette peau, les régénérats sur déviation ne se différencient pas: ils deviendront de simples mamelons d'où sort un seul doigt (fig. 11, *c*). Celui de droite a même été réamputé: il a fait sortir

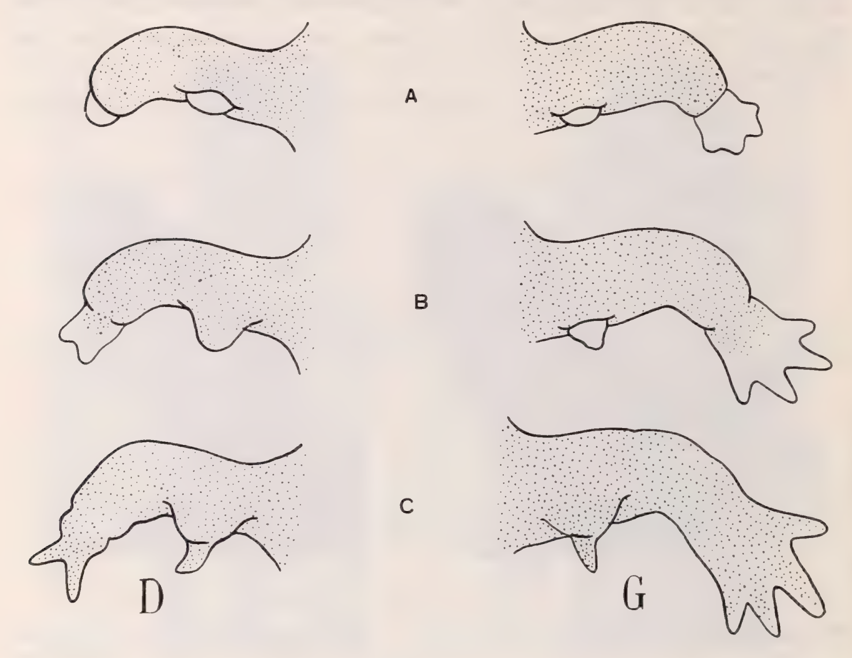


Fig. 11.

Croquis montrant la régénération dans les deux bras du nº 140. D, patte droite; G, patte gauche: *a*, deux petits cônes formés sur les déviations près de l'aisselle; le régénérat gauche axial est déjà à l'état de palette tandis que celui de droite n'est qu'un simple cône; *b*, à gauche, une main axiale et un cône stationnaire sur la déviation; à droite, le régénérat axial est hypotypique et le cône sur la déviation se pigmente; *c*, régénérat axial complet à gauche, hypotypique à droite; les cônes formés sur les déviations se sont pigmentés et n'ont différencié qu'un doigt.

de sa masse un cône jeune qui n'a donné à nouveau qu'un doigt. Au bout de onze mois, la patte axiale gauche est normale; la patte axiale droite qui était en retard n'a différencié que deux doigts qui se pigmentent. Enfin, les régénérats sur déviation sont toujours de simples mamelons surmontés d'un doigt déformé.

Nº 172. — La déviation est faite des deux côtés à la face ventrale du bras qui est amputé au-dessus du coude. Déjà au bout

d'un mois, il y a deux petits cônes sur les déviations et pas encore de régénération axiale. Cette dernière commence seulement au bout de trois mois : elle aboutira à la production de deux pattes normales. Quant aux régénérats sur déviation, qui sont restés en



FIG. 12.

Photographie du nº 160, vu par la face ventrale (× 1,5). Les deux bras ont été amputés et ont régénéré des pattes axiales normales ; celle de droite présente cependant un dédoublement du doigt IV. De ce côté, un régénérat, formé sur la déviation du nerf, n'a donné que deux doigts.

place, ils persistent, à l'état de cônes pendant six mois, sans présenter aucune différenciation.

Nº 145. — On dévie le nerf brachial droit à la face ventrale du bras qui est amputé au-dessous du coude. Le moignon régénère rapidement une patte normale. Sur la déviation se forme un bourgeon qui devient une palette avec indication de deux doigts. Puis cette palette régresse ; sa base se pigmente et il n'en sort qu'un seul doigt, très long. On ampute cette formation qui se cicatrise simplement.

Nº 146. — On dévie le nerf brachial à la face antérieure du bras qui est amputé au-dessous du coude. Sur le moignon se forme

un régénérat qui donne une patte normale. Sur la déviation apparaît un bourgeon qui reste sur place, mais se pigmente après n'avoir formé que deux doigts (fig. 9, *à droite*).

N° 160. — Déviation du nerf brachial droit à la face ventrale du bras qui est amputé au-dessus du coude. Deux mois plus tard, il y a, sur le moignon, une palette bifurquée qui donnera rapidement une main à cinq doigts, par dédoublement du doigt IV. Sur la déviation, s'est formée plus tardivement une palette avec indication de trois doigts; ce régénérat cesse de s'accroître, se pigmente et ne montre plus que deux doigts. On l'ampute alors: il repousse en donnant une formation courte à deux doigts qui ne fait dans la suite aucun progrès (fig. 12).

C. *Conclusions.*

Sur dix-sept déviations dans le bras, il y a eu cinq cas de formations hypotypiques n'ayant produit qu'un ou deux doigts et deux cas (côtés gauche et droit de 172) où les régénérats ne se sont pas différenciés. Il est à remarquer que tous ces résultats concernent des pattes où il y a eu régénération axiale et où les régénérats nés sur déviation sont restés en place, loin du centre axial de régénération. On peut penser qu'ils se sont trouvés en dehors du courant qui faisait affluer vers la surface du moignon les matériaux formateurs et que, pour cette raison, leur différenciation a été inhibée. A plusieurs reprises des palettes paraissant normales, avec indication de deux ou trois doigts, ont, en effet, subi une involution ultérieure.

Dans un cas (n° 131), il s'est formé sur la déviation une palette avec indication des doigts qui aurait pu évoluer normalement si son déplacement en direction distale ne l'avait amenée à fusionner avec le régénérat axial et à être entièrement assimilée par ce dernier.

Dans trois cas (n[os] 137, 179, cas de GUYÉNOT et PONSE), le régénérat formé sur la déviation a donné une patte non duplicaturée et orientée comme la patte axiale.

Enfin, dans six cas, où il n'y a pas eu de régénération axiale, les régénérats nés sur les déviations n'en ont pas moins été déplacés en direction distale et ont fini par acquérir la situation de régénérats axiaux.

Deux faits essentiels sont à retenir:

a) La migration des régénérats sur déviation en direction distale, qu'il y ait ou non régénération du moignon. Ce déplacement qui traduit un afflux de matériaux et peut-être une croissance intercalaire, paraît conditionner leur complète différenciation, en les mettant à même d'utiliser les matériaux formateurs.

b) Les pattes formées par ces régénérats sont des pattes simples, orientées normalement, même s'il y a, relativement voisines, des pattes régénérées axiales.

Chapitre III

DÉVIATION DU NERF A PROXIMITÉ DU MEMBRE

Première série: *Déviation en direction dorsale.*

Le nerf brachial est préparé comme d'habitude et on le fait aboutir à proximité immédiate de l'insertion du membre, mais dorsalement par rapport à ce dernier. L'humérus est désarticulé, la patte sectionnée au ras de l'épaule et la surface d'amputation suturée.

Les résultats doivent être classés en deux catégories, selon qu'il y a eu ou non régénération axiale concomitante.

A. *Sans régénération axiale.*

N° 234. — L'opération est faite le 10 avril 1944. Le 4 mai, il y a sur la déviation un beau cône qui, le 29 mai, est devenu une longue palette avec indication des doigts. Le 12 juillet, le régénérat a formé une patte simple qui est insérée légèrement au-dessus de la surface d'amputation. C'est une patte droite normale sur le côté droit.

N° 235. — Opération pratiquée le 10 avril sur la patte droite. Le 12 juillet, il y a, sur la déviation, un beau cône rouge qui se transforme en une palette le 30 juillet. Il en résulte une patte droite, non duplicaturée, insérée un peu au-dessus de la surface d'amputation.

N° 242. — Même opération le 13 avril. Dès le 4 juin, il s'est formé, sur la déviation, un cône saillant qui donne une patte simple normale, insérée un peu au-dessus du lieu d'amputation (fig. 13).

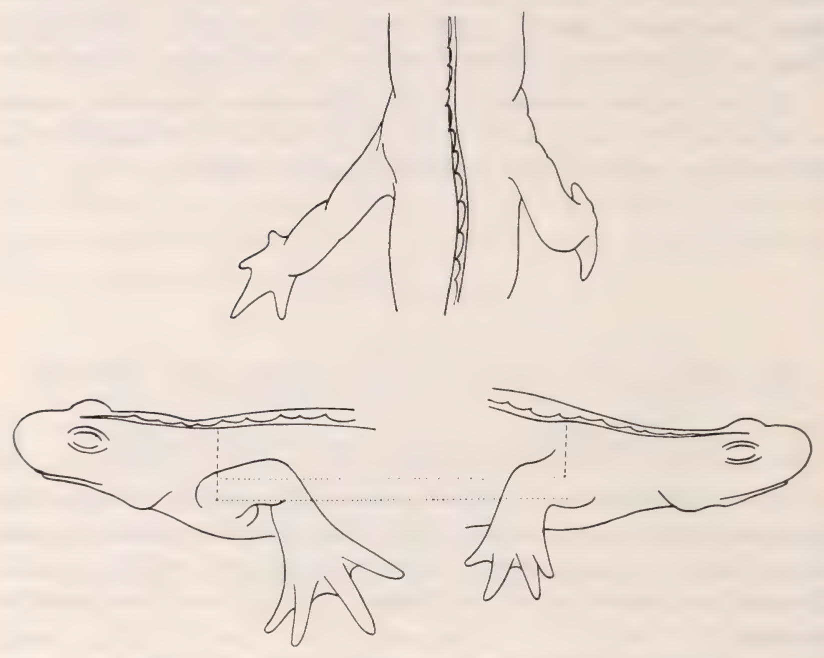


Fig. 13.

Dessins à la chambre claire des pattes du n° 242. Du côté gauche, patte normale: du côté droit, régénérat formé sur une déviation, du côté dorsal, à proximité du membre amputé. Celui-ci n'a pas été régénéré, mais le membre formé sur la déviation a pris sa place. Il est cependant inséré plus dorsalement, comme le montre la mesure de la distance entre la base de la crête et le centre d'insertion du membre, effectuée des deux côtés.

N° 261. — Même opération le 25 avril. Un cône, formé sur la déviation, est noté le 4 juin; il évolue un peu lentement, engendrant en septembre une palette, puis une patte normale simple (fig. 14), insérée un peu au-dessus de l'axe.

N° 273. — Même opération le 4 mai. Il en résulte, à nouveau, une patte normale simple, insérée un peu au-dessus de la surface d'amputation.

N° 288. — Même opération le 18 mai. On note un cône sur la déviation le 1er juillet, une palette le 22, une main à trois doigts,

puis une patte droite simple, mais qui reste à trois doigts seulement.

N° 290. — Même opération, la déviation étant faite un peu plus dorsalement que dans les expériences précédentes. Il se forme sur la déviation un cône, puis une palette, enfin une patte droite



Fig. 14.

Photographie du n° 261 (× 1,3). On voit, à gauche la patte normale et, à droite, la patte régénérée sur une déviation proche du membre, en direction dorsale. Cette patte simule une patte axiale, mais est, en réalité, insérée au-dessus de l'axe.

normale et simple à quatre doigts, insérée un peu au-dessus de la surface d'amputation (fig. 15).

En résumé, les sept opérations ont donné un résultat constant : la formation d'une patte normale conforme à la latéralité, sans aucune duplicature.

Quand on examine les animaux dorsalement, on a l'impression qu'il s'est formé une patte axiale normale. Cependant, les observa-

tions et les croquis indiquent que le régénérat s'est bien formé sur la déviation, au-dessus de la surface d'amputation suturée et encore reconnaissable.

Si l'on mesure, sur l'animal endormi ou fixé, la distance entre

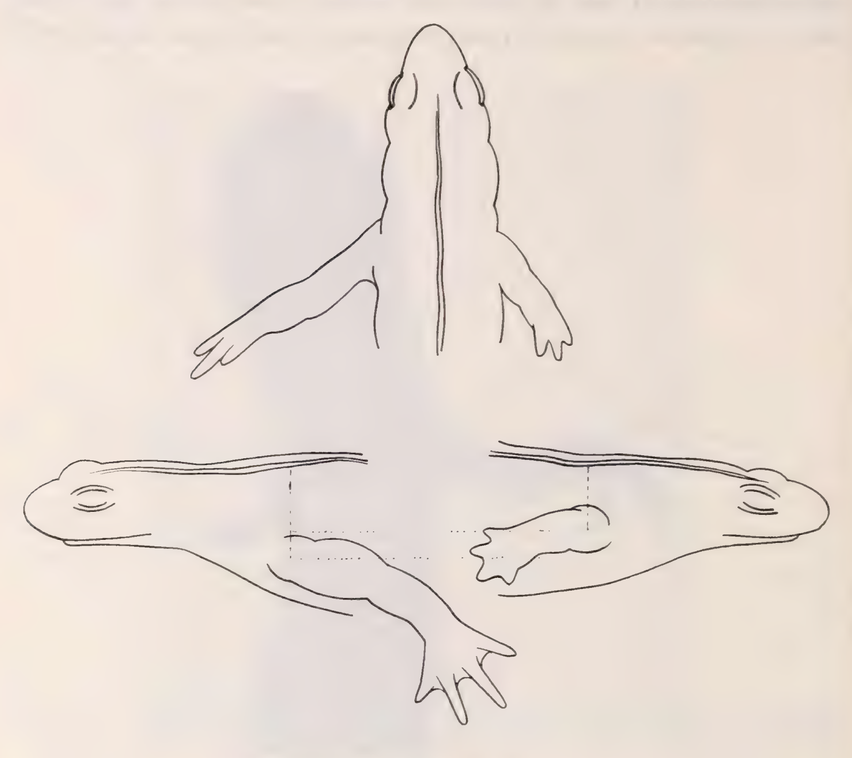


Fig. 15.

Dessins à la chambre claire des pattes du n° 290. Patte gauche normale; patte droite née sur une déviation à proximité du membre amputé du côté dorsal. Ce régénérat qui simule une patte axiale est, en réalité, inséré plus dorsalement que le membre du côté témoin.

la base de la crête et le centre de l'insertion du membre, on constate que cette distance est toujours plus courte du côté droit opéré que du côté gauche témoin (fig. 13 et 15). On trouve du côté gauche une distance de 9, 9, 7, 8, 10, 7, 8 millimètres et, respectivement du côté opéré, 7,5, 7,5, 6, 7, 9, 6, 5 millimètres. La déviation a été faite en général à deux ou trois millimètres au-dessus de la limite supérieure de l'insertion du membre. Il y a donc eu un léger déplacement vers l'axe de la patte primitive.

B. *Avec régénération axiale.*

N° 275. — L'opération est pratiquée à droite le 4 mai. Un mois après il y a un beau cône sur la déviation et pas encore de régénération axiale. Le 1er juillet, il s'est formé sur la surface d'amputation un cône qui s'est transformé en une palette longue,

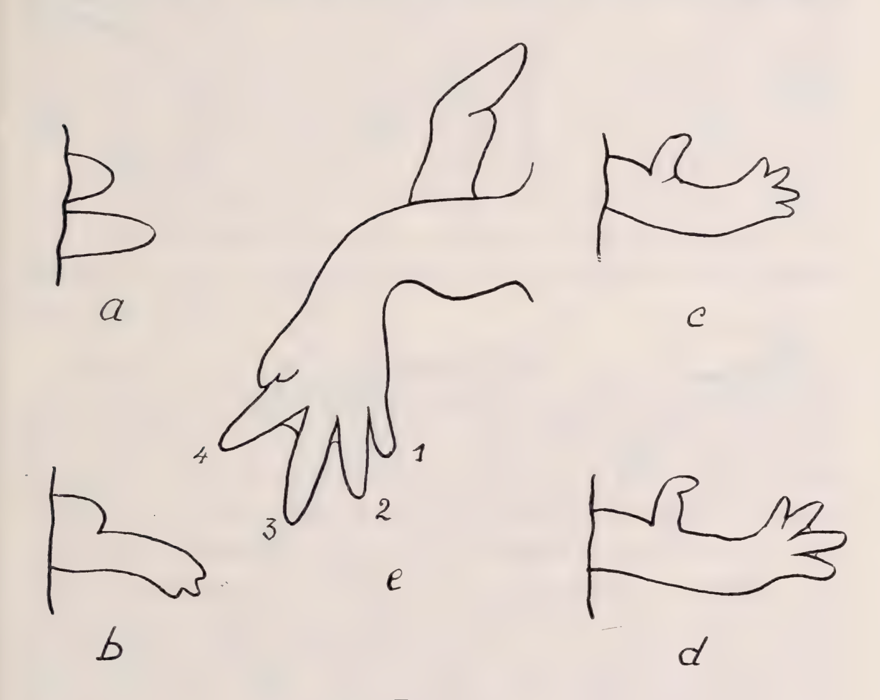


Fig. 16.

Croquis montrant la régéneration du n° 275. *a*, vue de profil des deux cônes formés, le plus grand, sur l'axe, le plus petit sur la déviation en direction dorsale, mais proche de l'axe; *b*, fusion des deux régénérats; *c*, le régénérat axial a formé une main normale; le régénérat sur déviation n'a pas été entièrement assimilé et constitue une saillie en forme de corne insérée sur le bras néoformé; *d*, le régénérat sur déviation a formé une production hypotypique avec un doigt; *e*, dessin à la chambre claire montrant le régénérat hypotypique inséré sur le bras et la main axiale avec deux productions digitiformes supplémentaires.

un peu grêle à la base; le cône né sur la déviation qui touche presque le régénérat axial (fig. 16 *a*) n'a pas progressé.

Le 12 juillet les deux régénérats sont arrivés au contact et ont fusionné; la palette axiale montre l'indication des doigts (fig. 16 *b*).

Le régénérat axial s'accroît rapidement; le 30 août, il a donné une patte avec le bras, le coude, l'avant-bras et la main à quatre doigts. Le régénérat sur déviation n'a pas été entièrement assi-

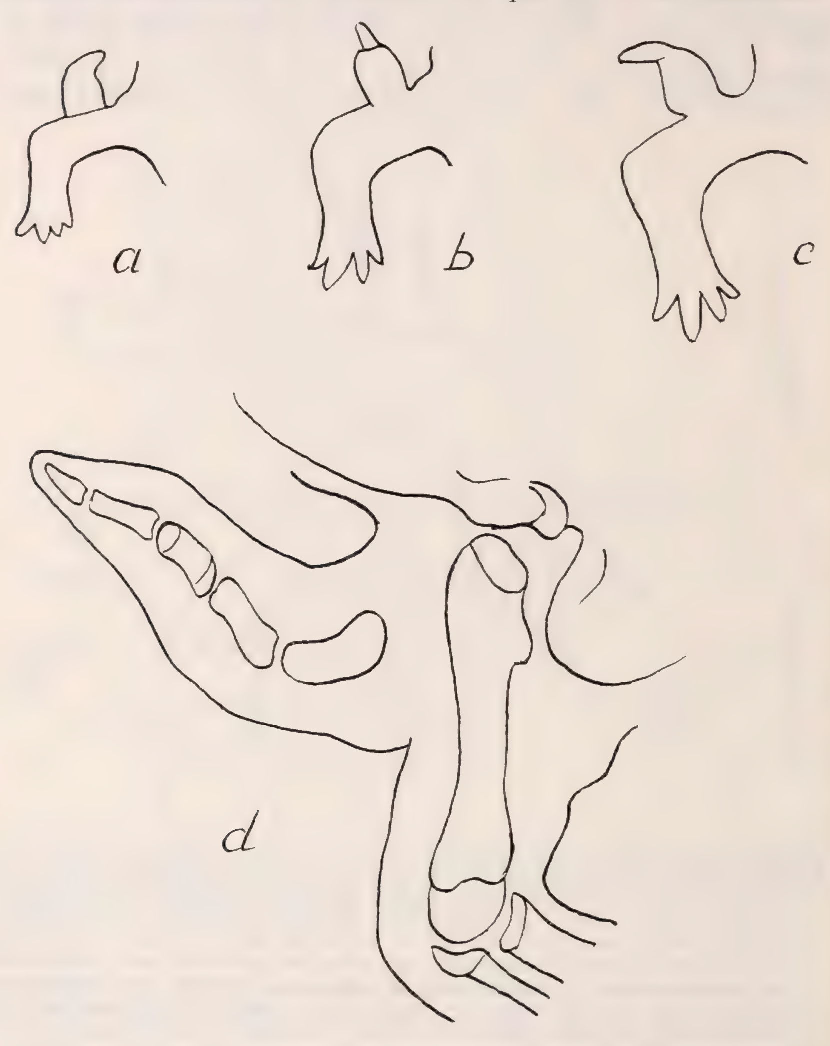


Fig. 17.

Croquis montrant la régénération du n° 343. Le cône, formé sur la déviation dorsale à proximité du membre, a été entraîné par la régénération axiale et forme une saillie insérée sur le bras et dont le développement restera hypotypique: *a*, *b*, deux stades de sa transformation qui aboutit, en *c*, à une masse cylindrique portant un doigt; *d*, dessin à la chambre claire montrant l'humérus de la patte axiale régénérée et le squelette du régénérat hypotypique (après éclaircissement).

milé; entraîné par la croissance de la patte axiale, il est maintenant inséré sur le milieu du bras régénéré (fig. 16 *c*). Il ne se différencie qu'à peine et a l'apparence d'une simple corne insérée dorsalement sur le bras.

Le 17 décembre, sept mois et demi après l'opération, le régénérat sur la déviation n'a donné qu'une base cylindrique pigmentée portant un doigt aplati qui présente des mouvements de flexion (fig. 16 *d*).

L'animal est fixé le 15 mars de l'année suivante, après plus de onze mois. La déviation est restée à l'état de formation hypotypique à un doigt. Sur la main du régénérat axial, on remarque du côté dorsal, deux petites saillies molles, ressemblant à des doigts sans squelette. Ces productions supplémentaires résultent peut-être de l'utilisation d'une partie du matériel destiné à la déviation et qui a été entraînée par la croissance du régénérat axial (fig. 16 *e*).

Nº 343. — Même opération le 5 juillet. On a laissé un très court moignon de bras. Le 30 août, la régénération axiale a déjà donné une patte encore courte; le cône, puis la palette formés sur la déviation ont été entraînés par la croissance de la patte axiale: ce régénérat, arrêté dans son évolution, a la forme d'une masse cylindrique terminée par une pointe et insérée sur la base du bras de la patte axiale (fig. 17 *a* et *b*). Finalement il constitue une formation hypotypique portant un seul doigt (fig. 17 *c*). Le squelette comprend un osselet basal (humérus), un seul os du zeugopode, un métacarpien et un doigt à deux phalanges. L'humérus est situé en face de la partie proximale de l'os stylopodique de la patte axiale (fig. 17 *d*).

Nº 346. — Même opération où on laisse un court moignon de bras, le 6 juillet. Il se forme un gros cône sur la déviation et en même temps un régénérat axial qui, le 25 septembre, a déjà engendré une patte à quatre doigts. Le régénérat sur la déviation est entraîné vers la base de ce membre: il donne une formation hypotypique en forme de cylindre portant un doigt unique (fig. 18 *a*).

Tandis que le régénérat axial possède un squelette normal, le régénérat sur déviation ne contient que deux masses basales cartilagineuses représentant peut-être le matériel de formation de

l'humérus et d'un os du zeugopode, un métacarpien et les deux phalanges du doigt unique (fig. 18 *b*).

N° 227. — L'opération est pratiquée le 4 mars; l'amputation a lieu au ras de l'épaule. Au milieu de juin, il y a déjà une palette sur l'axe et un simple cône sur la déviation. Ici encore, le régénérat sur déviation est entraîné par la croissance de la patte axiale

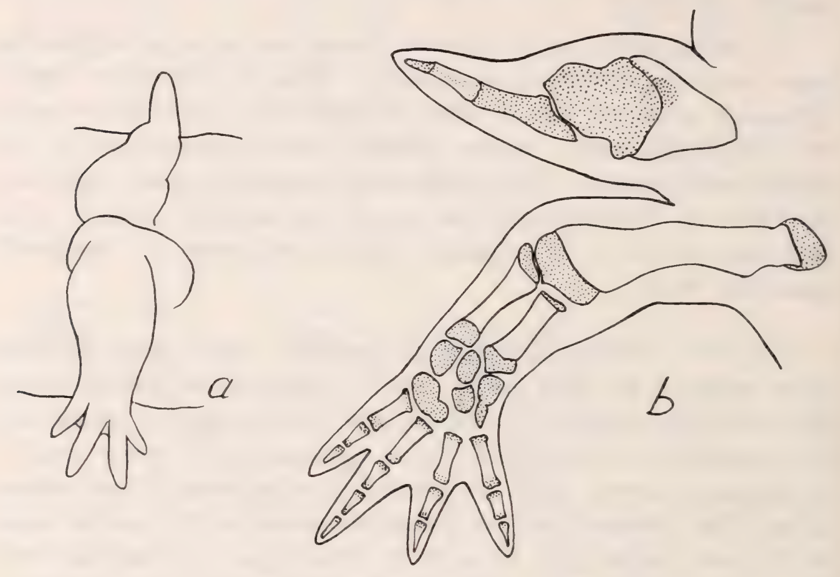


Fig. 18.

Dessins à la chambre claire montrant un régénérat hypotypique formé sur déviation à proximité du membre chez l'animal n° 346: *a*, le régénérat sur déviation a été entraîné à la base du membre axial régénéré et a constitué une masse ne portant qu'un doigt; *b*, après éclaircissement, vue du squelette du membre axial et du régénérat hypotypique.

et se trouve inséré sur la face dorsale du bras; il reste hypotypique et ne forme qu'une base cylindrique portant un doigt unique.

N° 350. — L'opération est pratiquée le 8 juillet; l'humérus a été désarticulé en même temps que l'on a extirpé une partie du scapulum. Section du bras au ras de l'épaule.

Le 30 août, il y a déjà un régénérat axial différencié avec indication du coude et des doigts. Sur la déviation, qui s'est déplacée en direction de la patte axiale, s'est formée une palette courte et large avec indication de trois doigts. Le 10 octobre, le régénérat

sur la déviation a régressé: c'est une simple saillie mais dont la base s'est étirée parallèlement à l'axe du membre régénéré. La fusion entre les deux régénérats s'opère. Toutefois, la base du bras du membre axial reste tuméfiée, là où se trouvait le régénérat sur déviation.

Le résultat est la formation d'une seule patte droite normale, mais qui porte un cinquième doigt. Ce doigt supplémentaire est peut-être lié à l'utilisation du matériel fourni par la déviation. Il résulte aussi de la soudure des deux régénérats que la patte néoformée est insérée un peu plus dorsalement que la patte témoin.

C. *Conclusions.*

I. Chaque fois qu'il n'y a pas de régénération axiale, le régénérat né sur la déviation, n'étant pas concurrencé, produit une patte complète qui est une patte conforme à la latéralité et non duplicaturée.

II. Même dans ce cas, il y a un léger déplacement du régénérat en direction ventrale, traduisant sans doute l'afflux des matériaux qu'il peut librement utiliser. La patte formée paraît à première vue axiale, mais les mensurations indiquent qu'elle est insérée toujours un peu plus dorsalement.

III. Chaque fois qu'il y a régénération axiale concomitante, le régénérat sur déviation, ne participant qu'à peine au courant qui fait affluer les matériaux vers la surface axiale, n'aboutit qu'à des formations hypotypiques, à un seul doigt.

Le déplacement des matériaux et la croissance intercalaire du régénérat axial entraînent ici encore, en direction distale, le régénérat né sur déviation qui finit par se trouver inséré à la base du membre ou même sur le milieu du bras régénéré.

Dans deux cas, les deux régénérats axial et sur déviation ont fusionné, soit totalement (350), soit partiellement (275). Dans les deux cas, la main du régénérat axial porte des formations supplémentaires (deux doigts mous dorsaux ou un doigt avec squelette). Il paraît probable que ces suppléments résultent d'une migration et d'une assimilation incomplète de matériaux empruntés à la déviation, en raison de la soudure relativement tardive des deux ébauches. Il pourrait aussi s'agir d'un phénomène d'induction.

Deuxième série : *Déviation en direction ventrale.*

Le nerf brachial est dévié à un ou deux millimètres de la base d'insertion du membre, mais en direction ventrale. Comme on va le voir, et pour des raisons que nous ne connaissons pas, il est presque impossible d'obtenir en ce lieu l'évolution d'un régénérat. Dans plus de vingt opérations, il ne s'est formé aucun régénérat sur la déviation ; dans sept autres, un régénérat s'est formé mais n'a pu dépasser le stade de cône ou de palette. Dans un seul cas, il s'est formé une main sans partie proximale et dans des conditions particulières. Le caractère rare et précaire des régénérats obtenus ne paraît d'ailleurs pas explicable ici par la présence d'une régénération axiale.

A. *Sans régénération axiale.*

N° 700. — Le nerf est dévié ventralement à deux millimètres du membre et celui-ci est amputé au ras de l'épaule, le 24 septembre.

Au mois de janvier suivant, il n'y a pas de régénérat axial ; par contre, il s'est formé sur la déviation un beau cône qui grossit, formant un volumineux mamelon qui, en avril, commence à se pigmenter. Il en sort un long doigt à peau transparente. Le 6 juin, on ampute ce régénérat hypotypique dans l'espoir de provoquer une nouvelle croissance. Mais le régénérat se cicatrise simplement, formant un gros tubercule pigmenté. Quinze mois après l'opération, il n'y a toujours pas eu de régénération axiale et le régénérat sur la déviation est resté stationnaire.

N° 704. — Même opération le 30 septembre 1946. Sur la déviation, on note, le 22 février, l'apparition d'un cône qui grandit (1er mai), dont la base se pigmente (1er juillet) et qui ne fait aucun progrès pendant les dix-sept mois que dure l'observation. Pas de régénération axiale.

N° 706. — L'opération a lieu le 30 septembre. Le 20 février, on note l'apparition, sur la déviation, d'un cône (fig. 19 *a*) qui s'allonge, formant le 1er mai une sorte de palette allongée, coudée et à extrémité pointue (fig. 19 *b*). Dans la suite, toute la partie proximale de cette palette se pigmente, tandis que l'extrémité

reste rouge et à peau mince (fig. 19 *c*). Bien qu'il n'y ait pas eu de régénération axiale, cette formation ne présente aucune nouvelle différenciation pendant les treize mois que dure l'observation. Le régénérat fut amputé le 22 octobre 1947, mais ne reforma qu'un tubercule (fig. 19 *d*) ressemblant à l'ébauche d'un doigt (1er avril 1948).

N° 723 bis. — Même opération le 22 octobre 1946. Sur la déviation se forme un cône qui se développe en un gros régénérat

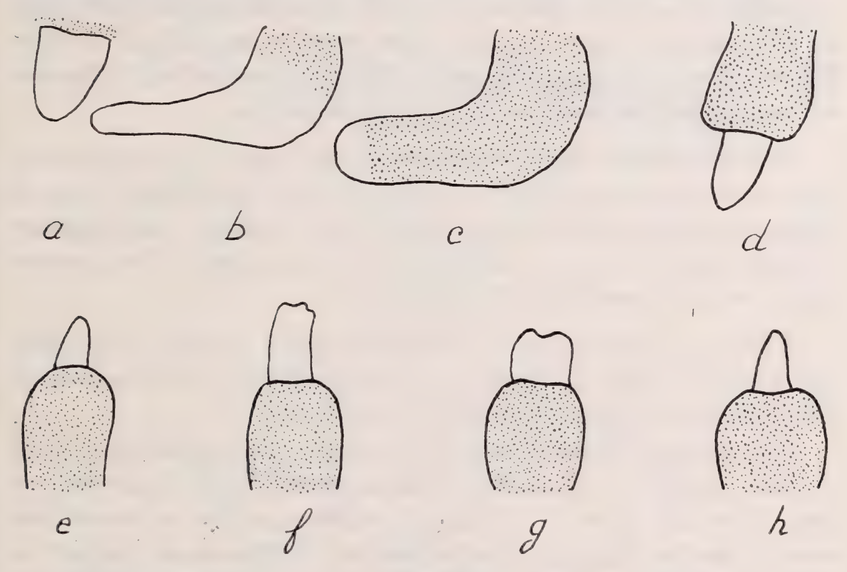


FIG. 19.

Croquis montrant l'évolution de régénérats formés sur déviation, à proximité du membre, mais en direction ventrale.

En haut, n° 706: *a*, cône formé sur la déviation; *b*, ce cône s'est allongé en une sorte de palette; *c*, la palette a grossi sans se différencier et sa base se pigmente; *d*, après amputation, le régénérat a formé un seul doigt.

En bas n° 723 *bis*: *e*, le régénérat sur la déviation a constitué un gros cylindre pigmenté d'où sort un doigt; *f*, après amputation, il forme une palette qui paraît prête à se différencier; *g*, involution de cette palette qui, finalement, ne donne, en *h*, qu'un seul doigt.

cylindrique qui se pigmente et duquel sort un doigt (fig. 19 *e*). Comme cette formation ne présente aucun progrès, on l'ampute par le milieu, le 24 octobre. Le régénérat devient le siège d'une nouvelle croissance et forme, en février, une palette qui paraît commencer à se différencier (fig. 19 *f*). Mais le régénérat subit une involution, sa masse se réduit; il se transforme en une courte

palette légèrement bilobée (5 mars 1948) (fig. 19 *g*). Actuellement (1er avril 1948) la formation a repris son aspect de juin 1946: un gros cylindre pigmenté d'où sort un doigt où l'on voit circuler le sang; on note des contractions qui fléchissent le moignon en direction ventrale (fig. 19 *h*).

B. *Avec régénération axiale.*

N° 641. — Opération pratiquée le 21 août. Il se développe un régénérat axial tandis que se forme, sur la déviation (27 septembre), un bourgeon qui cesse de s'accroître et se pigmente (22 février). Malgré l'amputation de la patte axiale régénérée, on n'observe aucun progrès du bourgeon né sur la déviation.

Nos 642, 643 et *703.* — Dans ces trois cas, il se forme sur la déviation un gros cône qui s'allonge, devient cylindrique, puis se pigmente sans se différencier, tandis que la patte axiale régénère normalement. Ici encore, la résection de cette patte n'eut aucune influence sur le sort de la déviation.

N° 715. — Déviation du nerf en direction ventrale à un millimètre de la racine du membre, désarticulation de l'humérus et amputation au ras de l'épaule, le 7 novembre.

Il se forme sur la déviation, le 20 janvier, une saillie qui devient un cône pointu, le 22 février. A ce moment, il y a également un large cône sur l'axe. Le 2 mai, le régénérat axial a donné une main à quatre doigts; le régénérat sur déviation est encore un simple bourgeon arrondi. Le 6 juin, ce bourgeon est devenu une palette à quatre doigts qui a été entraînée vers l'axe et se trouve insérée à la base du bras régénéré.

Le 1er juillet, le régénérat sur déviation est une main qui a continué sa migration et se trouve à la face ventrale du bras qui porte maintenant une main à cinq doigts.

Le 10 août, la déviation qui est insérée presque au niveau du coude, a formé une main (fig. 20) dont les doigts sont en face des doigts de même numéro de la patte axiale. Il est difficile d'en préciser l'orientation dorso-palmaire. Les deux faces sont semblablement pigmentées, les doigts encore cartilagineux ne présentent pas de mouvements de flexion spontanés et sont mobiles dans les deux sens. Ou bien c'est une main droite orientée comme la main principale, ce qui correspondrait aux cas similaires précédemment

décrits (nos 137, 179); ou bien la face ventrale est tournée contre la face ventrale de la main axiale, auquel cas la déviation serait l'image en miroir de cette dernière, par suite de l'influence réciproque des deux régénérats soudés. Le doigt supplémentaire de la

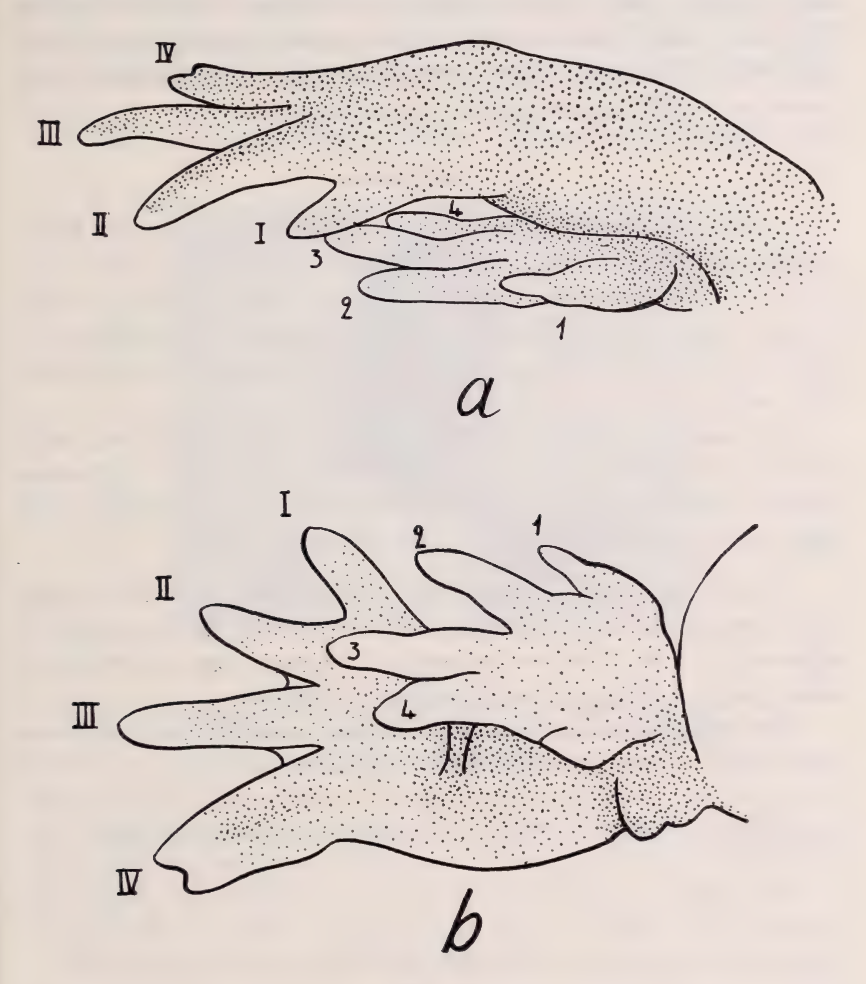


Fig. 20.

Dessins à la chambre claire montrant l'état final de la régénération du no 715. Le régénérat axial a donné une main à quatre doigts dont le no IV est dédoublé; le régénérat, formé sur déviation en direction ventrale, à proximité du membre, a été entraîné vers l'axe et se trouve inséré à la face ventrale du régénérat axial: c'est une main à quatre doigts, où les doigts se suivent dans le même ordre que dans la main axiale. Il y a doute sur son orientation en ce qui concerne les faces palmaire et d'extension (a, vue dorsale; b, vue ventrale).

main principale correspond au simple dédoublement du quatrième doigt.

Ce cas est le seul dans lequel une déviation en direction ventrale a donné une morphologie comportant une main complète: encore faut-il noter que la déviation n'est pas restée en place. C'est sans doute parce qu'elle a été entraînée dans le sens de la régénération axiale qu'elle a pu recevoir assez de matériaux pour former une main sans segments proximaux.

C. *Conclusions.*

I. Pour des raisons inconnues, les régénérats nés sur les déviations faites à proximité du membre, mais en direction ventrale, ne s'obtiennent que rarement (9 cas sur plus de 30). Encore ceux qui se forment sont-ils incapables de dépasser le stade de cônes ou ne donnent-ils que des formations hypotypiques à un doigt.

Cet insuccès constant est d'autant plus étonnant que, ainsi que nous le verrons plus loin, nous avons obtenu des régénérats presque complets par déviation du nerf dans la même région, mais après retournement de 180° du territoire de la patte.

II. Le seul cas où le régénérat sur déviation a donné une main (715) correspond à un phénomène de migration grâce auquel le régénérat a quitté la face ventrale du corps pour se retrouver inséré près du coude de la patte axiale régénérée.

Nous retiendrons de l'ensemble des faits relatifs aux déviations faites dans le bras que les pattes engendrées sont des pattes normales, conformes à la latéralité (sauf peut-être 715) et, en tout cas, non duplicaturées.

Chapitre IV

DÉVIATION TOUT PRÈS DE LA CRÊTE DORSALE

Il est difficile d'obtenir des régénérats, par déviation du nerf brachial ou d'une racine du plexus, à l'extrême limite du territoire patte antérieure, tout contre la région de la crête dorsale.

Cela ne tient pas, comme on pourrait le supposer, à ce que le nerf doit être dévié très loin et risquerait de n'apporter qu'un nombre insuffisant de fibres nerveuses. Nous avons obtenu des résultats positifs en déviant le nerf brachial droit encore plus loin, en plein milieu du territoire du côté gauche. D'autre part, la déviation des racines du plexus est particulièrement facile et comporte un lot important de fibres amenées, par un trajet très direct, à la surface.

Il faut attribuer les très nombreux échecs à une moindre capa-



Fig. 21.

Photographie du n° 191, montrant une simple réaction du territoire crête après déviation du nerf brachial à sa proximité immédiate.

cité réactionnelle et à une moindre activité morphogénétique de cette fraction limite du territoire. Comme on le verra d'ailleurs, les régénérats s'accroissent avec une extrême lenteur, difficilement, et ne produisent que des pattes petites, même si elles sont complètes.

Dans un nombre considérable de cas, il se forme un bourgeon que recouvre la peau pigmentée et qui ne se différencie pas. Même après plusieurs dénudations, il est chaque fois recouvert par la peau cicatricielle. Presque toujours, par contre, il y a en même temps une réaction du type crête consistant en la saillie, parallèle ou oblique par rapport à l'axe sagittal, d'une portion de crête, pigmentée en jaune, souvent crénelée, rejoignant généralement la

crête elle-même. Quand le bourgeon produit par la déviation s'est effacé, cette réaction de crête reste la seule conséquence de l'opération (fig. 21).

Tous les régénérats que nous avons obtenus ont toujours été accompagnés d'une légère réaction de crête, si bien qu'ils constituent en un sens des chimères.

A. *Régénération d'une patte.*

N° 200. — On dévie du côté gauche, tout près de la crête, la racine IV du plexus brachial, le 31 janvier 1946. La patte gauche, amputée dans l'avant-bras, ne régénère pas pendant les neuf mois que dure l'observation.

Sur la déviation apparaît, le 22 avril, un cône qui, le 28 juin, est devenu rouge, saillant, et se trouve raccordé par une ligne oblique, surélevée, à la crête dorsale. Le bourgeon est étouffé à plusieurs reprises par la peau cicatricielle et il faut le dénuder le 1er mai, le 28 juin et le 4 septembre.

C'est à la suite de cette dernière dénudation qu'il a commencé enfin à pousser le 9 septembre, après être resté sans progrès pendant cinq mois.

Le 10 octobre, il a formé une palette dirigée en arrière et présentant l'indication des doigts. Le 18 octobre, c'est une petite patte montrant nettement le pli du coude ouvert du côté dorsal. Les croquis montrent que le doigt le plus long (III) est le troisième à partir du dos (fig. 22 *a*). Il semble donc qu'il s'agisse d'une patte gauche simple, dirigée en arrière, mais invertie c'est-à-dire dont le bord radial occupe une position dorsale. Malheureusement, à partir du 21 octobre, cette patte commença à s'ulcérer, en même temps que des doigts des pattes normales, puis se détacha, si bien qu'elle ne put être étudiée en détail.

N° 202. — On dévie du côté gauche, le tronc IV du plexus brachial le 1er février 1945. Le membre est amputé dans le stylopode. Il se forme sur la déviation un cône (8 juin) qui se transforme en une palette à deux doigts (fig. 22 *b*) puis à quatre doigts (fig. 22 *c*) le 31 juillet. Au mois d'août, la patte s'allonge, le coude s'ouvre nettement du côté dorsal. Le doigt le plus long (III) est le troisième à partir du dos (fig. 22 *d*).

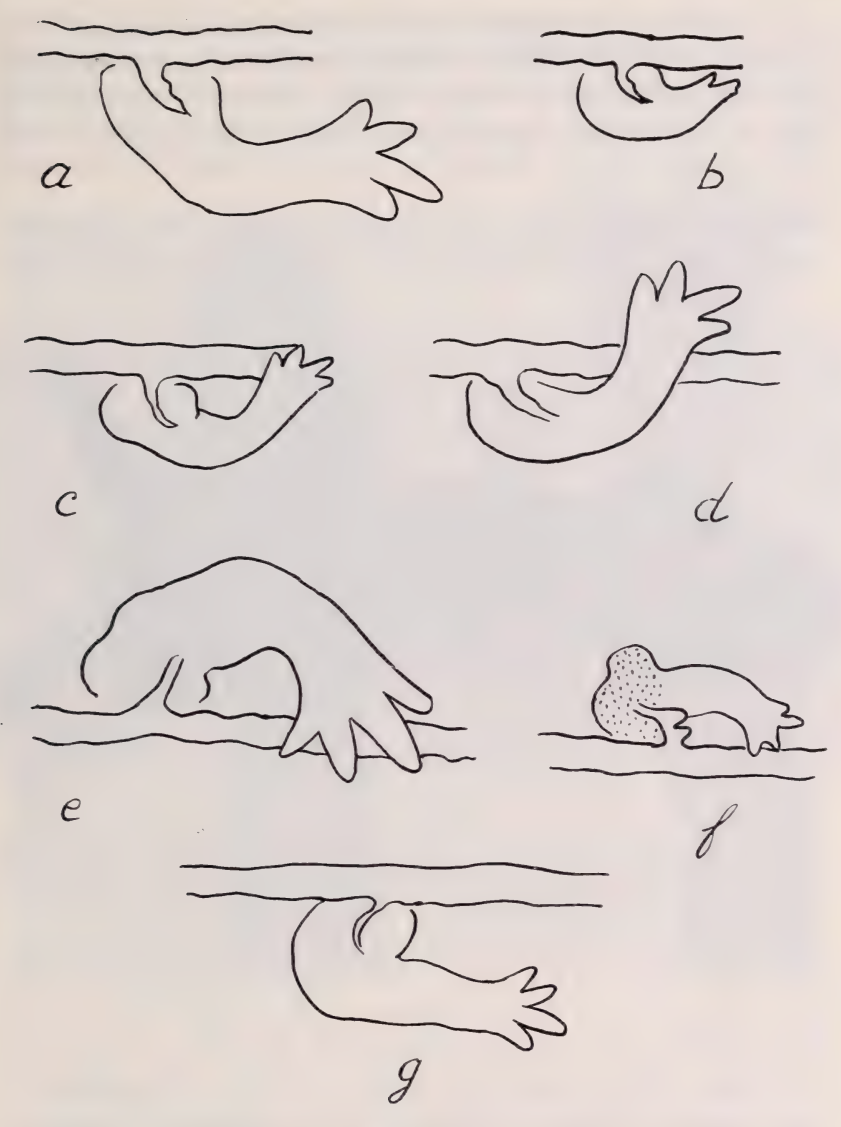


FIG. 22.

Dessins à la chambre claire montrant les régénérats formés sur la déviation du nerf brachial ou d'une branche du plexus, à proximité immédiate de la crête.

Du *côté gauche* (la tête à gauche des dessins) : *a*, régénérat du n° 200; c'est une patte gauche, dirigée en arrière, mais invertie, le bord radial étant tourné vers le milieu du dos; *b*, *c* et *d*, stades successifs du régénérat n° 202 : c'est encore une patte gauche, orientée d'emblée en arrière, mais invertie.

Du *côté droit* (même orientation) : *e*, régénérat du n° 283 (patte droite invertie); *f*, régénérat du n° 690 (patte droite invertie).

Déviation du *nerf droit du côté gauche* à proximité de la crête : *g*, régénérat du n° 488 (patte gauche invertie).

La patte est photographiée le 6 septembre (fig. 23); on voit en même temps le régénérat axial. Il est facile de constater que si les deux pattes sont dirigées en arrière, leurs axes radio-cubitaux sont en sens inverse l'un de l'autre. Dans la patte axiale, le bord radial, indiqué par la flexion du coude et le doigt I, est, comme normalement, ventral.

Dans la patte formée sur la déviation, le pli du coude et le premier doigt qui s'est soudé au deuxième sont dorsaux. Il s'agit



Fig. 23.

Photographie des régénérats du n° 202 (× 2,8). En bas, le régénérat axial (gauche normale); en haut, le régénérat formé sur déviation près de la crête (gauche invertie). Remarquer les plis du coude qui sont orientés en sens inverse dans les deux formations.

donc d'une patte gauche invertie à bord radial dorsal. En janvier 1946, on observe des mouvements de flexion du coude et des doigts dans la patte formée sur la déviation.

N° 283. — On dévie du côté droit le nerf brachial long inférieur; le bras est amputé au ras de l'épaule (7 juin 1945). Il n'y aura pas de régénération axiale. Il se forme sur la déviation une saillie (4 mai), puis un cône qui devient rouge et gros, mais reste sans se différencier jusqu'au 30 juillet. Le 11 août, le régénérat a donné une patte dirigée en arrière, terminée par une main à quatre doigts (fig. 22 *e*). Le 6 septembre, cette patte est photographiée (fig. 24).

C'est une patte droite, dirigée en arrière, le côté d'extension tourné vers l'extérieur, mais invertie. Le pli de flexion du coude et le premier doigt, indiquant le bord radial, sont tournés du côté dorsal. On reconnaît nettement le 3e doigt



FIG. 24.

Photographies du régénérat formé à proximité de la crête sur déviation chez le nº 283 (× 1,3). A gauche, la patte droite invertie, dirigée en arrière, un peu obscurcie par une mue; à droite, le régénérat se détache sur un papier blanc: noter le pli du coude et le doigt III (le plus long) qui est l'avant-dernier du côté ventral.

qui est le plus long et le 4e qui est le plus ventral. L'animal, très maigre, mourut le 12 septembre.

Nº 690. — Déviation du côté droit du nerf brachial long supérieur, le 12 septembre 1946. L'humérus est désarticulé

et le membre est amputé au ras de l'épaule. Il n'y aura pas de régénération axiale.

Dès le 20 janvier, on note une forte réaction de crête et la



Fig. 25.
Photographie du régénérat formé sur déviation à proximité de la crête (× 1,5) dans le nº 690. C'est une patte droite invertie, le pli du coude est tourné vers la ligne médio-dorsale.

formation d'un cône qui s'accroît lentement en formant une palette dirigée en arrière, insérée sur une base élargie qui formera, par rapport à la patte, une sorte d'excroissance externe (fig. 22, *f*).

Le régénérat est photographié le 8 juillet (fig. 25). C'est une patte droite, dirigée en arrière, la face dorsale tournée vers

l'extérieur. Le bord radial, indiqué par le pli du coude et le premier doigt, est dorsal; c'est encore une patte invertie.

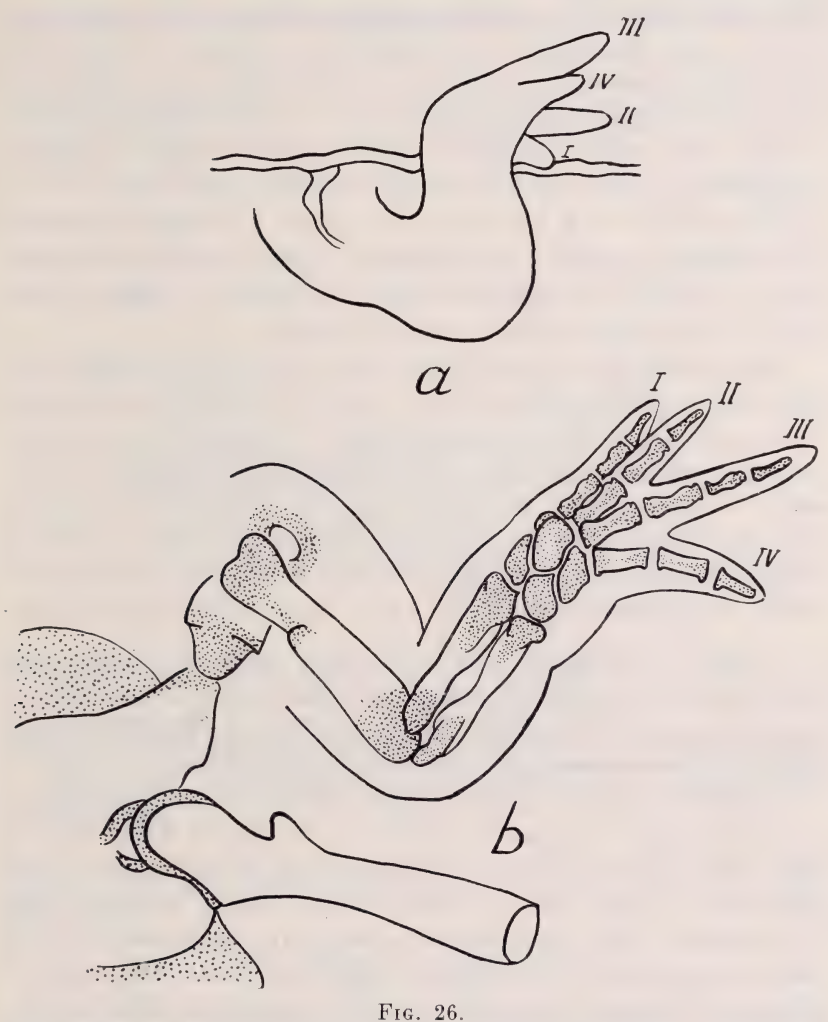


Fig. 26.

Dessins à la chambre claire du régénérat formé près de la crête par le nº 488: *a*, le régénérat, au moment de la fixation; *b*, son squelette sur la préparation éclaircie, en vue dorsale.

Nº 488. — Le nerf brachial droit est dévié en le faisant passer, à travers un tunnel, sous la crête, à proximité de cette dernière, mais du côté gauche, le 23 mars 1945. L'humérus

du membre droit est désarticulé et la patte sectionnée au ras de l'épaule. Il n'y aura pas de régénération axiale.

La déviation, légèrement saillante, reste sans évoluer jusqu'en juillet. Le 2 août, elle est devenue un gros bourgeon conique recouvert de peau pigmentée. Le bourgeon est dénudé et amputé à mi-hauteur. Ce n'est que vers la fin d'avril 1947 que ce bourgeon commence à pousser, après plus d'un an de stagnation. Il en sort un beau cône qui se transforme en une palette dirigée en arrière, puis donne, en juin, une patte à quatre doigts (fig. 22, *g*).

C'est une patte gauche invertie, dirigée en arrière, la face dorsale tournée vers l'extérieur; le bord radial, indiqué par le pli du coude et le premier doigt, est dorsal. Le doigt le plus long (III) est l'avant-dernier, du côté ventral.

Dans la suite, il se produisit une torsion qui rendit un peu moins nette cette orientation (fig. 26, *a*). L'animal fut fixé le 2 septembre.

La patte après éclaircissement (fig. 26, *b*) montre un humérus qui s'est raccordé, par une pièce intermédiaire (ébauche de scapulum ?) au scapulum de la patte gauche normale. Le membre comprend les deux os du zeugopode, la radius dorsal, le cubitus ventral. Le carpe est incomplet. Le doigt I est dorsal, le doigt IV ventral. Il s'agit donc bien d'une patte gauche invertie.

Nº *193*. — Déviation près de la crête, mais un peu plus loin que dans les expériences précédentes, du tronc IV du plexus brachial gauche, le 30 janvier 1945. Le membre est amputé au-dessus du coude et ne commencera à régénérer qu'en juillet.

Sur la déviation se forme une légère saillie qui devient, en juin, un gros bourgeon conique qui n'est pas en contact direct avec la crête. Ce bourgeon s'ulcère au sommet, puis se recouvre de peau pigmentée. Il reste sans évoluer jusqu'au début de mars 1946. A ce moment (treize mois après l'opération), on voit sortir de ce tubercule pigmenté un bourgeon rouge qui pointe en arrière et s'allonge en donnant une palette (fig. 27, *a*), puis une patte, en juin. La main porte quatre doigts, plus un doigt supplémentaire plus ventral.

Entre la crête et la base du membre né sur la déviation, il s'est formé une ligne saillante, parallèle à la crête mais non soudée à cette dernière, qui représente une réaction à distance du territoire de la crête (fig. 27, *b*).

Il s'agit ici d'une patte gauche dirigée en arrière, la face d'extension tournée en dehors, le bord radial dorsal. C'est donc une patte gauche invertie. La présence d'un doigt supplémentaire représente un début de duplicature liée à ce que la déviation a été

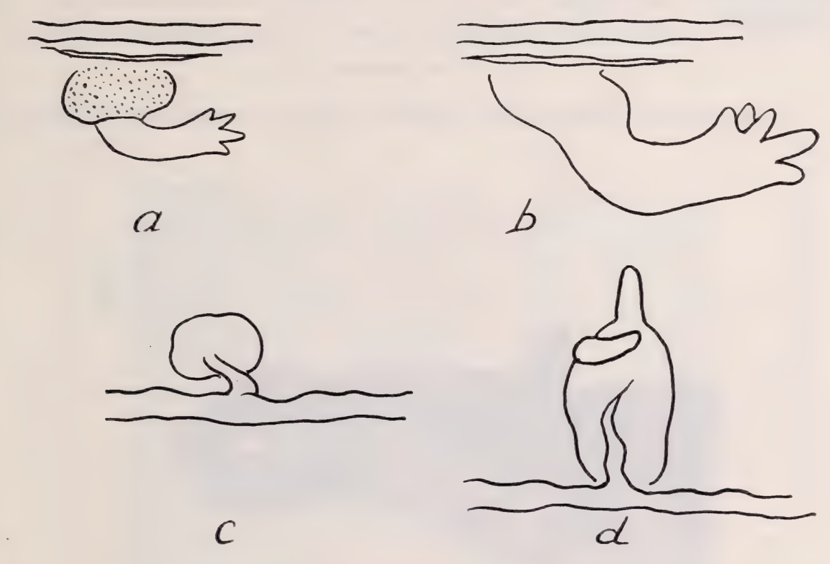


Fig. 27.

Croquis d'une patte gauche invertie (nº 193) formée sur déviation assez proche de la crête : *a*, la patte pointe en arrière ; entre elle et la crête, petite crête supplémentaire ; *b*, la patte a un doigt supplémentaire.

Régénérat hypotypique du nº 192, formé à proximité de la crête : *c*, le cône de régénération est d'emblée soudé à une forte réaction de crête ; *d*, formation d'un régénérat en chimère portant un doigt terminal et un doigt inséré obliquement.

faite à la limite de la zone intermédiaire et de celle qui est limitrophe de la crête.

B. *Régénérats hypotypiques.*

Nº 192. — Déviation près de la crête du tronc IV du plexus brachial gauche, le 29 janvier. La patte gauche, amputée dans le bras, ne régénérera pas. Sur la déviation se forme une saillie qui présente, en juin, la forme d'un cône large soudé par une partie saillante à la crête (fig. 27, *c*). Au mois d'août, ce régénérat est devenu une palette longue et portant deux doigts (fig. 28) qui se pigmentent. Dans la suite, le régénérat a pris la forme d'une sorte

de cylindre, largement relié à la crête, terminé par un doigt et portant latéralement un deuxième doigt recourbé (fig. 27, *d*).

Ce gros bourgeon fut amputé, mais se cicatrisa sans donner de nouvelle formation. Il est probable que la forte réaction de la crête qui fait de ce régénérat une véritable chimère en a inhibé la différenciation.

C. *Conclusions.*

I. La partie constituant l'extrême limite dorsale du territoire



Fig. 28.

Photographie du régénérat hypotypique à deux doigts du n° 192, formé à proximité immédiate de la crête (× 1,3).

patte est encore capable d'engendrer une patte complète. Toutefois, ce résultat n'est obtenu que dans un petit pourcentage de cas, l'évolution des régénérats est extrêmement lente et les pattes formées restent, en général, chétives et petites. Ces constatations indiquent une diminution du pouvoir morphogène à la périphérie du territoire.

II. Les pattes régénérées sont conformes à la latéralité du corps, mais inverties, c'est-à-dire avec le bord radial tourné du côté dorsal.

A première vue, ce résultat qui nous a surpris pourrait s'expliquer par une torsion d'une patte qui aurait été primitivement

— comme cela se produit, nous le verrons, dans le reste du territoire — de latéralité inverse au côté. Une patte droite, formée à gauche, dirigée en avant, puis transversalement, enfin en arrière, se trouverait avec le bord radial du côté dorsal et présenterait en apparence les caractères d'une patte invertie (fig. 29).

Cependant les observations notées, les croquis faits au fur et à mesure montrent qu'il ne s'est rien passé de semblable. La patte est

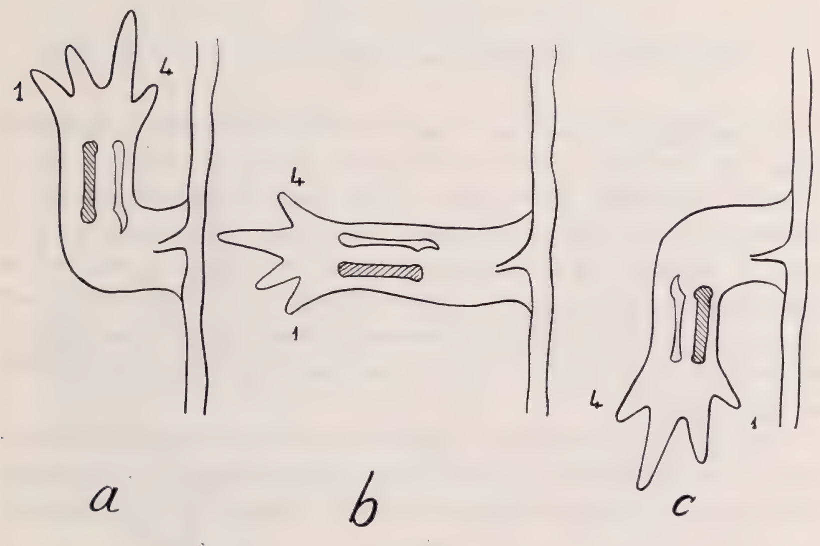


Fig. 29.

Schéma montrant comment une patte gauche normale, formée à droite près de la crête (*a*), pourrait par une torsion progressive (*b*) simuler finalement (*c*) une patte droite invertie. Le radius est couvert de hachures. Cette interprétation n'est pas conforme aux faits.

d'emblée orientée en arrière, le bord radial tourné vers le dos de l'animal. Elle est donc réellement invertie.

III. Comme celles qui se forment au centre du territoire (dans le membre ou à son voisinage immédiat), les pattes formées près de la crête sont des pattes simples, non duplicaturées.

Dans un seul cas (nº 193), on a noté la présence d'un doigt supplémentaire. Il s'agit toutefois du régénérat qui s'est formé le plus loin de la crête, c'est-à-dire tout près de la région intermédiaire où la duplicature est la règle.

IV. Un régénérat hypotypique à deux doigts était en réalité une chimère: la participation du territoire crête a, comme c'est très souvent le cas, dans ces formations mixtes, inhibé sa différenciation.

Chapitre V

DÉVIATION ENTRE LA PATTE ET LA CRÊTE

Il s'agit de la déviation du nerf brachial long inférieur en divers points du territoire, situés entre la zone limitrophe de la crête et la zone d'insertion du membre. Bien que l'emplacement de la déviation ait été noté en millimètres par rapport à la patte ou à la crête au moment de l'opération, il paraît suffisant, en raison des déplacements fréquents des régénérats sur déviation, d'indiquer approximativement cet emplacement: on dira, par exemple, à mi-distance entre patte et crête, à un tiers de la crête, à un tiers du membre, etc.

Les résultats peuvent être répartis en trois groupes selon qu'il y a eu ou non régénération axiale et que les régénérats sur déviation ont évolué en pattes différenciées ou en formations hypotypiques.

A. *Sans régénération axiale.*

N° 312. — Déviation à mi-distance entre la patte et la crête, du côté droit, le 6 juin. Dès le 12 juillet, il s'est formé, sur la déviation, un cône qui est déjà dédoublé; le 27 juillet, il s'est transformé en un régénérat à deux palettes formant entre elles un angle d'environ 45°. Le 14 août, le régénérat comporte un bras, un avant-bras et une main dédoublée: il y a quatre doigts dans un plan et deux dans un autre plan, insérés à la face ventrale de la main principale. L'animal est fixé le 20 décembre.

Les dessins à la chambre claire (fig. 30, *a*, *b*) montrent nettement la duplicature de la main. Ce sont les doigts I et II qui sont duplicaturés (image suivant le plan miroir radial). La patte est, dans l'ensemble, dirigée en avant, la face dorsale tournée vers l'extérieur. C'est donc une patte gauche.

L'examen du squelette par la face ventrale montre l'humérus, le radius et le cubitus, le carpe contenant quelques pièces cartilagineuses supplémentaires en rapport avec les doigts surnuméraires I'

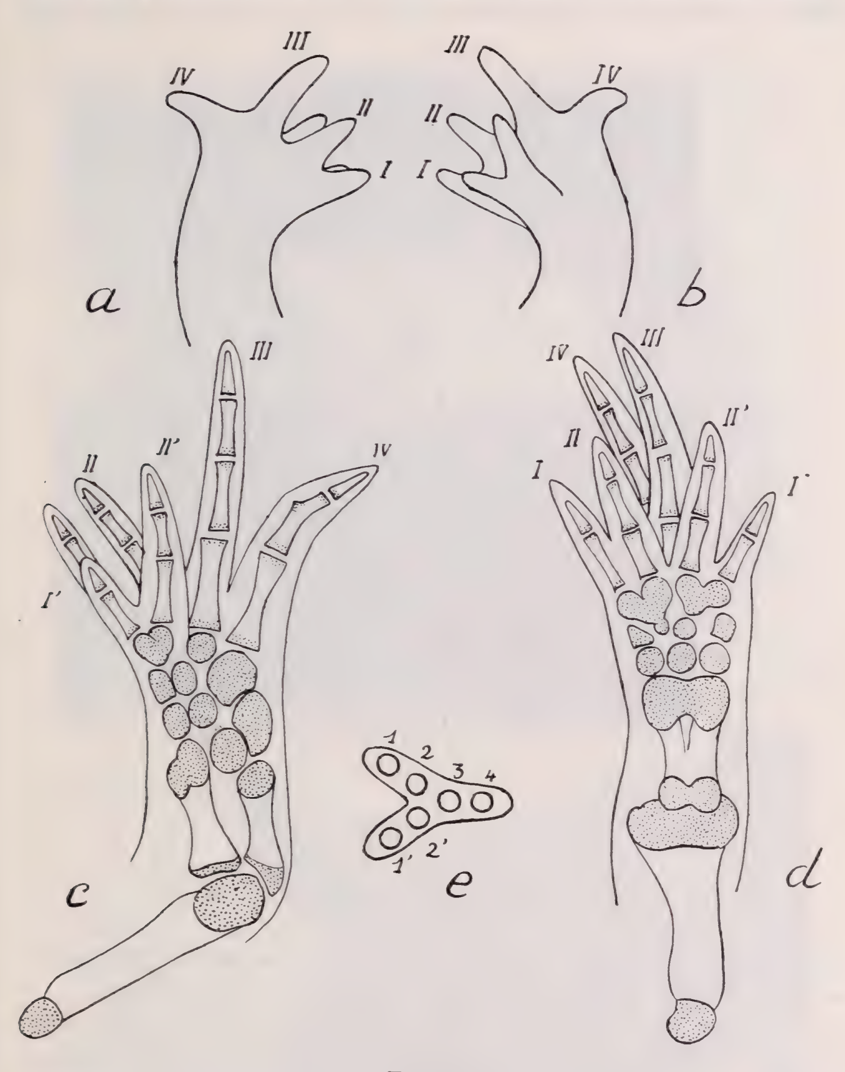


Fig. 30.

Patte duplicaturée née sur déviation entre patte et crête chez le nº 312: *a*, la patte vue du côté dorsal; *b*, vue du côté ventral; *c*, son squelette, après éclaircissement, considéré par la face ventrale; *d*, ce squelette examiné par le bord radial; il montre le dédoublement du radius et la duplicature suivant un plan miroir radial des doigts I et II; *e*, coupe schématique de la main montrant les doigts III et IV uniques et les doigts I et II dédoublés.

et II′ (fig. 30, *c*). C'est surtout quand on examine la préparation par le bord radial (fig. 30, *d*) que la nature de la duplicature devient évidente. Le radius est dédoublé bien que les deux parties soient restées unies par les épiphyses. On voit nettement la disposition



Fig. 31.

Photographie du régénérat triplicaturé du n° 294, formé sur déviation entre patte et crête (× 1,3 et 2,6): le régénérat est formé d'une base courte et large portant neuf doigts répartis en 3 + 2 + 4.

symétrique des doigts I et I′, II et II′, tandis que dans la profondeur se profilent les doigts III et IV restés uniques (fig. 30, *e*).

En résumé, il s'agit d'une patte primaire gauche normale formée sur le côté droit avec duplicature radiale partielle (moitié radiale d'une patte secondaire droite réverse).

N° 294. — Déviation du côté droit à mi-distance entre la patte et la crête, le 25 mai. Le 22 juillet, il s'est formé, sur la déviation, une palette à trois doigts; le 14 août, cette palette est duplicaturée

et comporte 4 + 3 doigts. Le 30 août, on en compte huit (4 + 4). La partie proximale reste courte, renflée; au moment où elle est photographiée, le 25 octobre (fig. 31), on note un groupe dorsal de



Fig. 32.

Photographies montrant le régénérat duplicaturé formé sur déviation entre patte et crête chez le nº 267. En haut et à gauche, vue dorsale; à droite, vue latérale; en bas, vue ventrale (× 1,3 et 2,6).

trois doigts assez longs, un groupe plus ventral de deux doigts; entre les deux un ensemble de quatre doigts plus courts.

Bientôt ces doigts s'ulcèrent et l'animal est fixé le 17 novembre. Il s'agit d'une formation triplicaturée, malheureusement inanalysable. L'éclaircissement a montré une chondrification restée partielle.

N° 267. — Déviation du côté droit à mi-distance entre la patte et la crête, le 26 avril. Il se forme, sur la déviation, dès le début de juin, un cône puis une palette à quatre doigts (1er juillet). Quinze jours plus tard, on note six doigts groupés en 4 + 2. Le régénérat qui pointait en direction de la tête, est maintenant presque perpendiculaire au flanc.

La photographie, effectuée le 14 juillet (fig. 32), montre, en vues dorsale et ventrale, la portion stylopodique et zeugopodique, étranglée à la base et portant une main partiellement dédoublée; vue de face, cette main se montre formée de 4 + 2 doigts se regardant par les faces palmaires (fig. 33, *a* et *b*).

Après éclaircissement, la patte, vue ventralement, présente un humérus partiellement dédoublé, le radius, le cubitus, une main à quatre doigts dont le n° IV est du côté dorsal et deux doigts supplémentaires avec des os du carpe en surnombre (fig. 33, *c*). Quand on examine la préparation par le bord cubital, on se rend compte qu'il s'agit d'un dédoublement cubital ayant donné des doigts III′ et IV′, symétriques des doigts III et IV. Le cubitus est partiellement dédoublé (fig. 33, *d*).

C'est en somme une p a t t e p r i m a i r e g a u c h e, formée sur le côté droit, primitivement dirigée en avant, la face d'extension tournée vers l'extérieur, le bord cubital du côté dorsal. C'est donc une p a t t e g a u c h e n o r m a l e. La patte secondaire, caractérisée par un dédoublement de l'humérus et du cubitus, représente la moitié cubitale d'une patte droite réverse (fig. 33, *e*).

N° 254. — Déviation du nerf à un tiers de la patte, du côté droit, le 24 avril. On note, un mois plus tard, une saillie conique sur la déviation et, le 14 juillet, une palette à trois doigts dirigée en arrière.

Entre temps, la déviation s'est déplacée le long de la cicatrice de la suture cutanée et s'est considérablement rapprochée de la place où s'insérait le membre normal qui a été amputé au ras de

l'épaule Le 14 août, le régénérat est devenu une patte droite orientée comme une patte normale. Toutefois, la main (fig. 34) porte un doigt supplémentaire inséré ventralement.

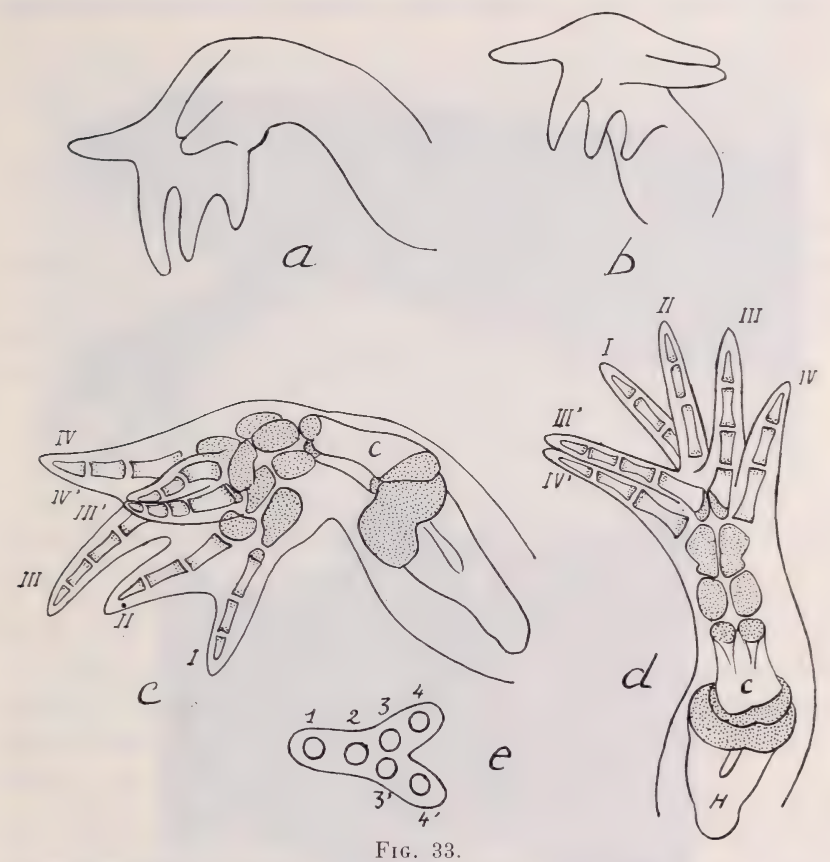


Fig. 33.

Dessins à la chambre claire du régénérat duplicaturé du n° 267 : *a*, vue ventrale montrant la face palmaire de la main principale et les deux doigts supplémentaires; *b*, vue dorsale; *c*, squelette, après éclaircissement, vu par la face ventrale: l'humérus est partiellement dédoublé; il y a deux doigts supplémentaires ainsi que des os carpiens en rapport avec eux; *d*, squelette vu par le côté cubital: dédoublement du cubitus ainsi que des doigts III et IV, suivant un plan miroir cubital; *e*, coupe schématique de la main montrant les doigts 3 et 4 dédoublés.

L'éclaircissement montre une patte dont l'humérus est peu éloigné du scapulum, qui possède un carpe normal, quatre métacarpiens et quatre doigts, un métacarpien et un doigt supplémentaires.

Ce cas est intéressant parce que la déviation s'est finalement trouvée très près de l'insertion de la patte normale. La conséquence en est la formation d'une patte droite du côté droit (voir Ch. III), mais qui doit à son emplacement primitif d'avoir un début de



Fig. 34.

Photographies du régénérat du nº 254 (× 14, et 2,8): le régénérat, formé entre patte et crête, s'est déplacé en direction de l'axe du membre amputé et non régénéré; c'est une patte droite avec un seul doigt supplémentaire.

duplicature représentée par un métacarpien et un doigt, vraisemblablement IV′, supplémentaire.

On peut rapprocher cette observation de celle faite à propos du nº 193: la déviation avait été faite assez près de la crête et engendra, comme toutes les pattes formées dans cette zone, une

patte gauche du côté gauche. Toutefois, le régénérat étant à la limite du territoire intermédiaire, un peu plus éloigné de la crête, il a présenté un début de duplicature, représenté par un seul doigt supplémentaire.

Nº 289. — Déviation du nerf, du côté droit, à un tiers du membre qui est amputé au ras de l'épaule, le 25 mai.

Il se forme, sur la déviation, un gros cône qui reste deux mois sans évoluer et se recouvre de peau pigmentée. On l'ampute : il régénère en formant une palette irrégulière où l'on distingue quatre doigts et, en plus, ventralement, le début d'une seconde palette à deux doigts. L'animal mourut en décembre avant que la morphologie du régénérat soit devenue évidente. La patte qui pointait en arrière aurait probablement été une patte droite normale ; elle a, en tout cas, présenté le début d'une duplicature.

B. *Avec régénération axiale.*

Nº 187. — Déviation à un tiers de la crête de la branche IV du plexus brachial gauche, le 25 juin. Le membre est amputé dans l'avant-bras.

Il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui est envahi par la peau pigmentée et doit être dénudé à plusieurs reprises. Il ne commence à pousser qu'au bout de sept mois. Il engendre une palette à trois, puis à quatre doigts et enfin, en septembre, une main bilobée à 4 + 3 doigts. La patte axiale a engendré un avant-bras et une main normaux, déjà bien formés le 15 mai.

L'éclaircissement du régénérat sur déviation montre que la chondrification commence à peine, l'animal étant mort trop tôt, le 12 septembre. Il est impossible d'en définir l'asymétrie ni l'orientation. On peut seulement constater qu'il y a une duplicature affectant deux doigts.

Nº 189. — Déviation, du côté gauche, à mi-distance entre la patte et la crête et amputation dans le bras, le 20 janvier 1945.

La régénération axiale débute par un cône au milieu d'avril et donne une patte gauche normale au début de juin.

La déviation n'ayant rien produit, on réopère en amenant le nerf plus ventralement, le 8 juin. Il se forme un large cône, puis une palette (30 août). Ce régénérat régresse, puis est envahi à

nouveau par la peau pigmentée. On le dénude, l'ampute; on en extrait une baguette cartilagineuse le 25 septembre. Il se recouvre derechef de peau dure; on doit le dénuder à nouveau et le réamputer. Ce n'est que le 16 mars 1946, neuf mois après la deuxième opération, qu'il commence enfin à grossir et à se différencier. En juin, il est devenu une large palette à quatre doigts qui porte deux doigts supplémentaires.

Pendant ce temps, la déviation a été entraînée vers la base



Fig. 35.

Photographie du régénérat engendré par le n° 265, après déviation entre patte et crête. Il s'est formé un régénérat axial normal. Le régénérat sur déviation qui a été entraîné jusqu'à toucher la base de la patte axiale commence à se duplicaturer. C'est une patte primaire gauche qui porte, inséré ventralement, un doigt supplémentaire (× 1,3).

du membre axial. Les doigts supplémentaires qui n'avaient probablement pas encore de squelette, régressent et disparaissent.

Quand la patte est fixée, le 29 septembre, elle ne porte que quatre doigts qui ont d'ailleurs perdu des phalanges par ulcération. L'humérus est allé se souder au scapulum, très près de l'humérus de la patte axiale. Ce régénérat, qui pointait en avant, représente vraisemblablement une p a t t e g a u c h e n o n i n v e r t i e et ayant présenté une duplication qui a régressé.

N° 265. — On dévie le nerf brachial du côté droit à un tiers de la crête, le 26 avril. On a extirpé le scapulum, l'humérus, et amputé la patte au ras de l'épaule.

Dès le 4 juin, il y a un régénérat axial et un cône sur la déviation. Le 15 juin, on note une main axiale à quatre doigts et, sur la déviation, un gros cône qui s'est déplacé en direction de l'axe. Ce cône s'accroît, donne une patte à quatre doigts qui est dirigée vers le dos et dont la base touche celle de la patte axiale. Le 14 juillet, il s'est formé un doigt supplémentaire inséré sur la face palmaire (fig. 35).

La direction de croissance du régénérat, l'ordre de succession



Fig. 36.

Photographie du régénérat du n° 265, au moment de la fixation (× 2,6). La patte duplicaturée porte six doigts en deux groupes (4 + 2).

des doigts indique qu'il doit s'agir d'une patte gauche normale. Plus tard le membre se redresse, s'épaissit en formant une colonne légèrement inclinée en arrière (fig. 37, *a*) et portant 4 + 2 doigts supplémentaires (fig. 36).

Après éclaircissement, on se rend compte (fig. 37, *b*), en vue dorsale, que l'humérus s'est soudé à l'humérus de la patte axiale et qu'il a subi une coudure considérable. Si on redresse par la pensée cet os et qu'on incline le membre en direction de la tête selon son orientation primitive, on obtient une patte gauche, dirigée en avant, le bord radial tourné du côté ventral, donc nor-

male. Cette patte a subi une duplicature cubitale donnant, en miroir, des doigts III′ et IV′ (fig. 37, *c*).

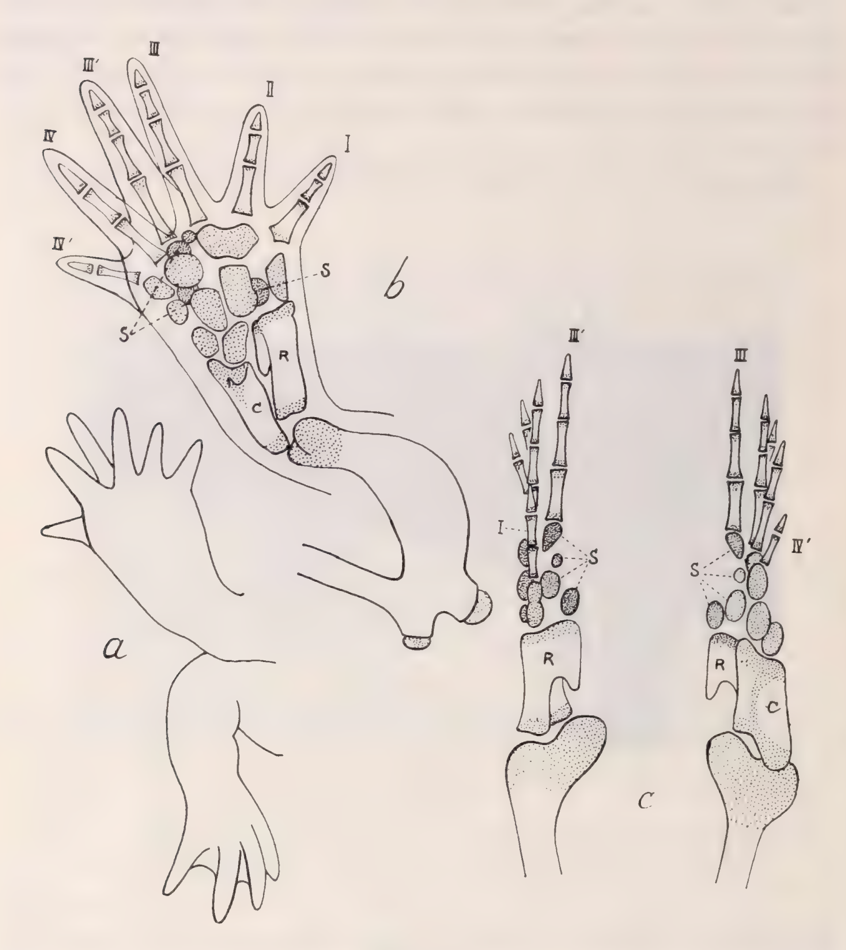


Fig. 37.

Dessins à la chambre claire du régénérat du nº 265: *a*, vue dorsale du régénérat duplicaturé (4 + 2) qui touche par sa base celle du régénérat axial; *b*, après éclaircissement, vue dorsale du squelette montrant les doigts supplémentaires III' et IV'; l'humérus tordu est soudé à celui de la patte axiale; *c*, vue de profil du squelette montrant des carpiens supplémentaires (S) et les doigts dédoublés du côté cubital.

Nº 270. — Déviation, du côté droit, du nerf brachial à mi-distance entre la patte et la crête. On enlève l'omoplate et ampute le membre au ras de l'épaule, le 27 avril.

La régénération axiale commence le 4 juin et aboutit à une patte normale le 12 juillet.

Sur la déviation, se forment un cône puis une palette qui se déplacent en direction du régénérat axial et se soudent à la base de ce dernier. La palette donne une main à quatre doigts, mais



Fig. 38.

Photographie du régénérat de l'animal n° 278 (× 1,6): le régénérat, né sur déviation entre patte et crête, s'est soudé par sa base au régénérat axial. Il a donné une patte duplicaturée à 4 + 2 doigts.

l'animal meurt le 24 juillet, avant qu'une duplicature ait pu apparaître.

N° 278. — Déviation du nerf, du côté droit, à un quart du membre qui est amputé au ras de l'épaule, le 4 mai. Le 2 juillet, on note deux cônes très proches, l'un sur la déviation, l'autre axial. Le 14 juillet, il y a deux pattes soudées à la base: une patte axiale normale à quatre doigts; une patte née sur la déviation, tordue et redressée, qui porte 4 + 2 doigts (fig. 38).

Si l'on ramène, par la pensée, cette patte en position normale, en supprimant le redressement et la torsion, on obtient une patte dirigée en avant, le bord cubital dorsal, donc une patte gauche normale.

L'animal est fixé le 22 décembre. Le doigt I a disparu. La main (fig. 39, *a*) comprend deux groupes de doigts (3 + 2) se regardant par leurs faces palmaires. Après éclaircissement, la pièce, vue par le bord cubital (fig. 39, *c*) montre une duplicature

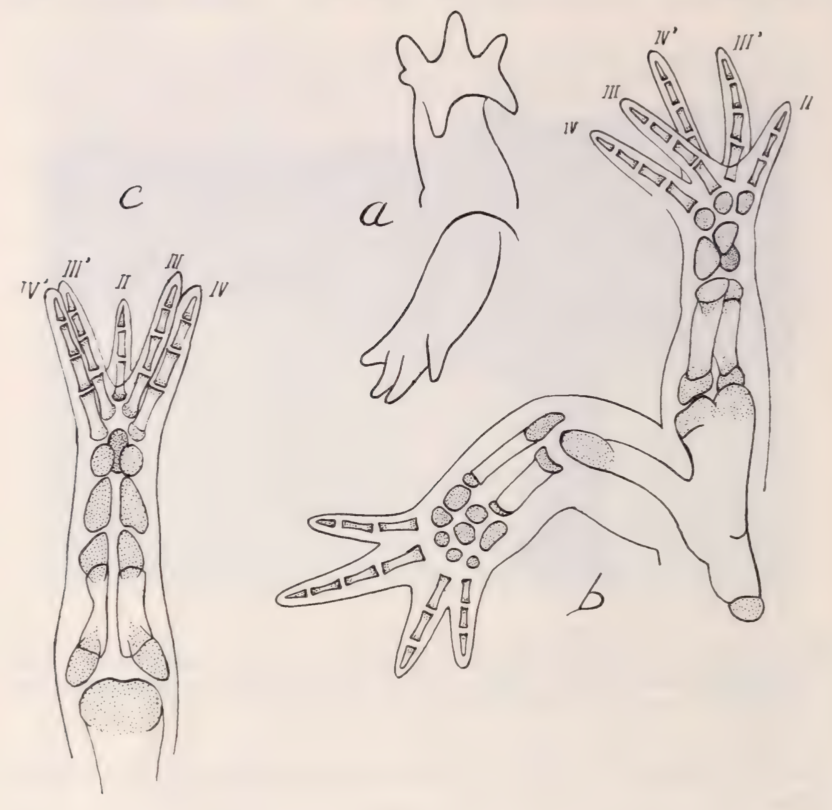


Fig. 39.

Dessins à la chambre claire du régénérat duplicaturé du n° 278: *a*, la patte axiale régénérée et, soudé à sa base, le régénérat sur déviation montrant sa face palmaire avec les deux groupes de doigts 3 + 2. Le doigt I ulcéré a disparu; *b*, vue dorsale du régénérat axial et du régénérat sur déviation: les deux humérus sont soudés; *c*, vue par le bord cubital montrant nettement la duplicature suivant le plan miroir cubital des doigts IV et III, ainsi que des os carpiens et du cubitus.

cubitale ayant produit des doigts III′ et IV′, avec des os du carpe supplémentaires. On se rend compte (fig. 39, *b*) que le redressement et la torsion sont dus à la soudure des deux humérus; celui du régénérat montre un début de duplication.

N° 304. — Déviation du nerf du côté droit aux trois quarts du membre et amputation au ras de l'épaule, le 28 mai.

Le 2 juillet, il y a deux cônes, l'un sur l'axe, l'autre sur la



Fig. 40.

Photographie du régénérat triplicaturé du n° 304 (× 1,4 et 2,8). On voit, dirigé en bas, le régénérat axial et les doigts au nombre de douze (4 + 4 + 3), portés sur une base courte par le régénérat formé sur une déviation entre patte et crête.

déviation qui s'est déplacée en direction ventrale. Le 12 juillet, il y a, sur l'axe, une main à quatre doigts et, sur la déviation, une palette à deux doigts. Le 14 août, le régénérat sur la déviation s'est duplicaturé en deux mains à 4 + 4 doigts. Cette duplicature est suivie d'un nouveau dédoublement de l'un des composants, si bien qu'il y a maintenant onze doigts groupés en 4 + 4 + 3 (fig. 40).

La rapidité de la duplicature, la brièveté de la partie proximale qui ne renferme qu'un seul os, n'ont pas permis de déterminer l'asymétrie de la patte, ni le mode exact de dédoublement. A noter que la patte régénérée en place a produit finalement cinq doigts dans un même plan. Les deux régénérats se touchaient par la base sans avoir cependant soudé leurs squelettes.

N° 341. — La déviation est faite aux deux tiers de la crête, le 4 juillet. Le 14 août, il y a déjà deux petites pattes: une patte axiale avec indication des quatre doigts; une patte sur la déviation avec indication de trois doigts. Le déplacement de la déviation l'a amenée très près du régénérat axial mais il n'y a pas de soudure.

Le 30 août, la main formée sur la déviation a quatre doigts. L'animal meurt le 5 septembre, avec des doigts ulcérés et en partie disparus, sans qu'on puisse reconnaître de duplicature.

C. *Régénérats hypotypiques.*

N° 266. — Déviation à un tiers de la crête, amputation au ras de l'épaule, le 26 avril. Le 15 juin, il y a un gros cône axial et un petit cône sur la déviation. A partir de ce moment, la déviation se déplace en direction de l'axe qui porte une main à quatre doigts, le 2 juillet. Le 24 juillet, la déviation est représentée par une palette à deux doigts qui est insérée sur la base de la patte axiale. Cette palette grandit, présente le pli du coude, mais ne forme que deux doigts qui se pigmentent (fig. 41).

N° 384. — Déviation à un tiers de la patte et amputation au ras de l'épaule le 19 octobre. Il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui n'évolue pas. On réopère et on ramène à la surface le nerf qui avait passé en profondeur, le 16 mars.

Le 23 mai, il s'est formé sur la nouvelle déviation un beau bourgeon bien vascularisé. La régénération axiale qui avait com-

mencé au milieu de février a maintenant donné une patte normale à quatre doigts. Le bourgeon, né sur la déviation, se différencie en une palette coudée, à deux doigts seulement, insérée près de la base du membre axial et qui se pigmente sans évoluer (fig. 42, *a*). L'étude de ce régénérat après éclaircissement (fig. 42, *b*) montre qu'il a formé un humérus terminé en pointe du côté proximal, un



Fig. 41.

Photographies du régénérat hypotypique formé sur déviation entre patte et crête par le n° 266 (× 1,3): A droite, le régénérat inséré à la base de la patte axiale régénérée; à gauche, ce régénérat à deux doigts se profile sur un papier blanc.

seul os du zeugopode, cinq os carpiens, deux métacarpiens et deux doigts à deux phalanges.

N° 280. — La déviation est faite à un tiers de la crête et le membre est amputé au ras de l'épaule, le 7 mai. Ce cas diffère des précédents en ce qu'il n'y a pas eu de régénération axiale et, corrélativement, pas de déplacement de la déviation. Celle-ci forme un cône (4 juin) qui grossit, devient le 14 août une main à trois doigts. A partir de ce moment, le régénérat régresse et ne possède plus, à la fin d'août, que deux doigts disposés en pince. On l'ampute par le milieu le 10 octobre; on en extrait deux os (zeugopode); malgré cela, il se cicatrise et se revêt d'une peau pigmentée d'où

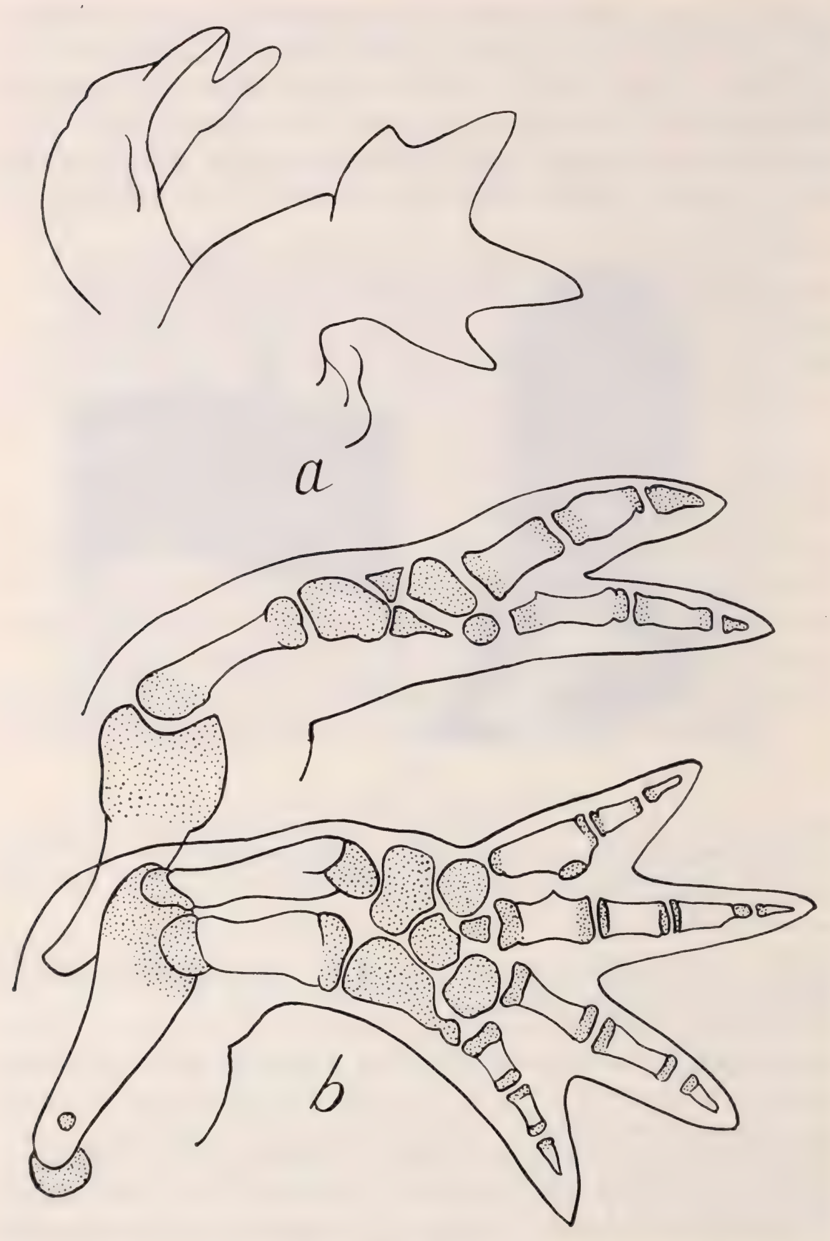


Fig. 42.

Dessins à la chambre claire du régénérat hypotypique formé sur déviation entre patte et crête par le nº 384 : *a*, le régénérat à deux doigts, inséré près de la base du régénérat axial ; *b*, squelette de la patte axiale et du régénérat hypotypique : celui-ci a formé un humérus, un seul os du zeugopode, cinq carpiens et deux doigts.

sort un seul doigt. L'animal meurt quinze mois après l'opération sans avoir rien donné de plus et sans avoir régénéré la patte axiale amputée.

D. *Conclusions.*

I. Sur 12 pattes formées sur déviation entre la patte et la crête, dix ont été duplicaturées. Les deux cas où il n'a pas été constaté de duplicature concernent des animaux morts trop tôt et dont les régénérats commençaient seulement à se différencier. Ainsi que le fait avait déjà été constaté par Locatelli et par Bovet, la duplicature est la règle dans les régénérats formés après déviation d'un nerf à une certaine distance du membre.

II. Ce résultat contraste fortement avec le fait que, dans le membre, près du membre ou, au contraire, à la périphérie du territoire, les pattes nées sur déviation sont toujours des pattes simples.

III. En ce qui concerne le mode de duplicature, il s'agit le plus souvent d'un dédoublement partiel de l'autopode, donnant deux doigts supplémentaires en miroir, soit suivant le plan miroir radial (I II - I′ II′), soit suivant le plan cubital (III IV - III′ IV′). Cependant, il peut y avoir des dédoublements des pièces squelettiques du carpe, du zeugopode et même du stylopode. Il a été noté deux fois une duplicature secondaire (nos 294, 304) de l'un des composants, mais ces triplications n'ont pu être analysées avec exactitude.

Dans deux cas, la duplicature n'a été indiquée que par un seul doigt supplémentaire. Les pattes étaient alors situées, soit à la limite de la zone proche du membre (254), soit à la limite de la zone proche de la crête (193; chap. IV), c'est-à-dire de régions où la duplicature n'apparaît pas.

IV. En ce qui concerne les relations d'asymétrie, chaque fois que celle-ci a pu être déterminée avec quelque certitude, le composant principal ou primaire s'est révélé être une patte gauche non invertie, formée sur le côté droit. Cette asymétrie inverse au côté est en accord avec les observations de Bovet (1930) qui constata, dans cinq cas, que les pattes nées sur déviation, dans le territoire du membre postérieur, étaient aussi d'asymétrie inverse.

V. Ce résultat, qui paraît lié à la duplicature, contraste avec ce qu'on observe sur les régénérats formés en situation orthotopique, c'est-à-dire dans le membre ou à sa proximité immédiate: ce sont alors des pattes simples et dont l'asymétrie est conforme à la latéralité.

Il contraste aussi avec ce que l'on observe sur les régénérats formés à l'extrême limite du territoire, près de la crête: ce sont alors des pattes simples dont l'asymétrie est conforme à la latéralité, mais dont l'axe radio-cubital est inverti.

Il convient de rappeler que les deux pattes formées sur les frontières de ces trois zones (zone intermédiaire et membre: 254; zone intermédiaire et crête: 193) et qui n'avaient qu'une duplicature limitée à un seul doigt, étaient, en même temps, une patte droite sur le côté droit (254) et une patte gauche sur le côté gauche (193). Les régénérats paraissent avoir combiné en eux la latéralité caractéristique d'une zone et la tendance à la duplicature conditionnée par l'autre zone.

Chapitre VI

RÉGÉNÉRATION AXIALE ET SUR DÉVIATION APRÈS RETOURNEMENT DU TERRITOIRE

A. *Introduction et technique.*

Les expériences qui précèdent montrent que l'on peut reconnaître, dans le territoire patte antérieure, trois zones ayant des propriétés différentes. J'utiliserai pour les caractériser le langage employé pour désigner l'emplacement des transplantations de bourgeons de pattes.

1° *Zone A ou orthotopique.* Dans le bras ainsi que dans une aire d'environ 2 à 3 millimètres autour de sa base d'insertion, particulièrement du côté dorsal, la déviation des nerfs fait pousser des pattes simples et dont l'asymétrie est conforme à la latéralité.

2° *Zone B ou hétérotopique limite.* A la périphérie du territoire, à la limite du territoire de la crête, on obtient des pattes simples, conformes à la latéralité, mais inverties.

3° *Zone C ou hétérotopique.* Dans toute la zone intermédiaire, on obtient des pattes duplicaturées. L'asymétrie du composant primaire est alors inverse à la latéralité.

On peut faire bien des hypothèses pour expliquer l'apparition de la duplicature. Dinichert et Guyénot (1946) en ont envisagé une très simple qui a eu du moins l'avantage de conduire à de nouvelles vérifications expérimentales. On peut, nous l'avons vu, considérer le territoire de la patte comme un champ dans lequel le pouvoir morphogène s'accroît de la périphérie vers le centre correspondant à l'axe du membre. Cette direction du champ paraît coïncider avec une direction de croissance des régénérats, traduite par l'afflux des matériaux formateurs et, corrélativement, le déplacement des régénérats formés sur déviations.

Lorsqu'on dévie un nerf dans la zone orthotopique A, ce nerf est orienté en direction dorso-ventrale: la direction de croissance qu'il tend à imposer au régénérat coïncide avec la direction de croissance attribuée par hypothèse au territoire lui-même. A cette conformité serait liée la production de pattes simples.

Lorsque le nerf est dévié dans la zone hétérotopique limite B, donc tout près de la crête, il est dirigé vers le dos et tend à imposer au régénérat une direction de croissance qui est inverse de celle attribuée au territoire. Toutefois, le conflit entre les deux directions serait ici négligeable parce que l'action du champ est très affaiblie. La direction due au nerf l'emporterait suffisamment pour qu'il en résultât encore la production de pattes simples.

Si enfin le nerf est dévié en direction dorsale dans la zone hétérotopique intermédiaire C, il tend à imposer une direction de croissance qui est inverse de celle que tend à conditionner l'orientation de territoire. De ce conflit d'influence résulterait peut-être la duplicature.

Ce raisonnement, que les faits ont d'ailleurs révélé inexact, nous a conduit à effectuer le retournement de 180° du territoire de la patte. Dans ce territoire, l'orientation de croissance qui était supposée être dorso-ventrale, devient, par rapport à l'animal ventro-dorsale. C'est dire que si l'on y dévie un nerf que l'on est

obligé de retourner en direction dorsale, il y aura maintenant coïncidence entre la direction de croissance imposée par le nerf et celle conditionnée par la nouvelle orientation du champ, ce qui devrait théoriquement supprimer la duplicature.

La déviation peut d'ailleurs se faire, soit dans l'ancienne zone C située dorsalement par rapport au membre et qui est devenue ventrale, soit dans l'ancienne zone située ventralement par rapport au membre et qui est maintenant dorsale. Selon que, dans cette dernière zone, l'orientation du champ se fait aussi en direction ventrale ou, au contraire, en direction dorsale, vers le centre, il pourra y avoir discordance ou concordance avec la direction du nerf dévié.

Technique. — On découpe, dans le territoire, un ovale ou un rectangle autour du membre servant de pivot. On résèque l'omoplate et généralement l'humérus. On sectionne tous les muscles et l'on retourne de 180° le territoire qui n'est plus rattaché au corps que par le paquet vasculo-nerveux. On fait ensuite les sutures nécessaires. On a préparé, dans le bras, le nerf brachial et on le dévie dans le territoire retourné, soit en direction dorsale, soit en direction ventrale. Dans quelques cas, l'humérus a été simplement sectionné très proximalement pour conserver un petit moignon qui facilite l'identification des bourgeons formés sur déviation.

Le résultat est plus difficile à atteindre qu'il ne le paraît. Sur 31 cas de régénération, il n'y eut que dix régénérats formés sur les déviations tandis que les vingt et un autres cas n'ont présenté qu'une simple régénération axiale. Nous décrirons d'abord quelques unes de ces régénérations sur l'axe.

B. *Régénération axiale.*

Chez le Triton adulte, les axes antéro-postérieur (A-P) et dorso-ventral (D-V) sont absolument déterminés et fixés. Il est dès lors facile de prévoir ce que produira une régénération axiale dans un territoire dont les deux axes se trouvent inversés.

L'inversion de l'axe A-P conditionne une patte dirigée non en bas et en arrière, mais en haut et en avant, c'est-à-dire pour le côté droit une p a t t e g a u c h e. En position d'activité, quand le Triton marche par exemple, une patte droite pose la face palmaire

sur le sol; la patte gauche obtenue après retournement a, au contraire, la face palmaire tournée vers le ciel. L'inversion de l'axe D-V entraîne le renversement de l'axe radio-cubital. C'est alors le bord radial, indiqué par le pli de flexion du coude et par le doigt I, qui est dorsal et le bord cubital qui est ventral. Alors que

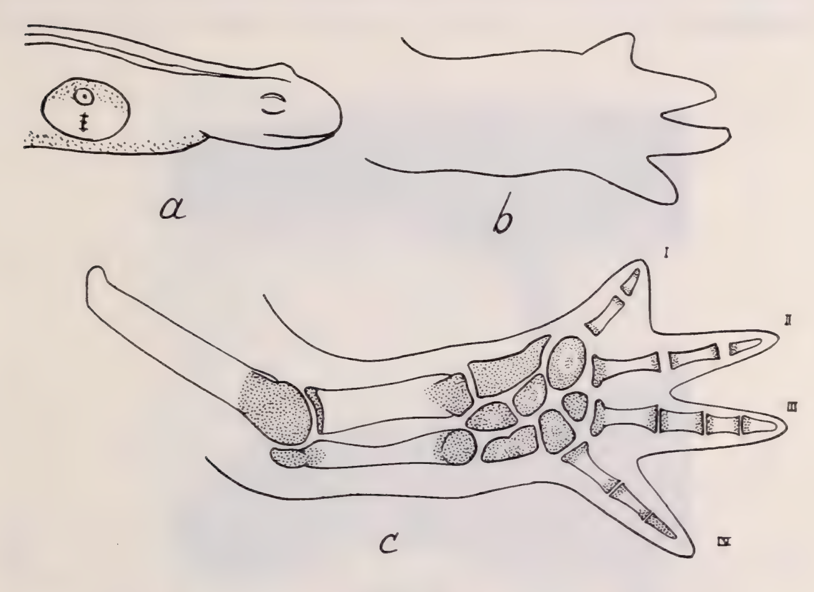


Fig. 43.

Régénérat axial formé par l'animal nº 464, après retournement de 180º du territoire et déviation du nerf dans la zone ventrale devenue dorsale: *a*, schéma de l'opération; *b*, la patte axiale régénérée dirigée en avant, le doigt I dorsal (gauche invertie); *c*, son squelette montrant nettement que le bord radial (radius, doigt I, pli de flexion du coude) est tourné vers le dos.

normalement l'ordre des doigts, en allant du dos vers le ventre, en position de repos, est IV III II I, ici cet ordre devient I II III IV. Autrement dit, la patte gauche est en même temps une patte i n v e r t i e (fig. 1, D).

L'analyse, après éclaircissement, du squelette de dix-huit de ces régénérats axiaux a régulièrement confirmé cette interprétation. Un seul était, pour des raisons inconnues, une patte hypotypique à 3 doigts.

Voïci quelques exemples:

N° 464. — Après retournement du territoire droit, le nerf brachial est dévié en direction dorsale, dans la région qui était primitivement ventrale (fig. 43, *a*), le 1er mars.

Le 17 mai, il y a deux bourgeons, l'un sur l'axe, l'autre sur la déviation. Le 22 juin, tandis que le bourgeon axial a déjà formé une longue palette avec indication des doigts, le régénérat sur déviation



Fig. 44.

Photographies de régénérats axiaux formés après retournement du territoire: ce sont des pattes gauches, dirigées en avant et inverties: *a* n° 475; *b* n° 523.

est resté stationnaire. Bientôt, il se recouvre de peau pigmentée; après dénudation, il sort de sa base élargie un petit cône qui régresse dans la suite.

Le régénérat axial a donné une patte gauche invertie, dirigée vers la tête (fig. 43, *b*). L'analyse du squelette montre que le radius et le doigt I sont du côté dorsal de l'animal, le doigt IV et le cubitus du côté ventral (fig. 43, *c*).

N° 475. — Après retournement de 180° du territoire, le nerf brachial est dévié dans la zone ventrale primitivement dorsale, le 8 mars.

Il se forme un bourgeon sur la déviation qui se déplace en direction de l'axe et devient ainsi un régénérat axial. Peut-être y a-t-il eu, en même temps, production d'un bourgeon axial ? En tout cas,

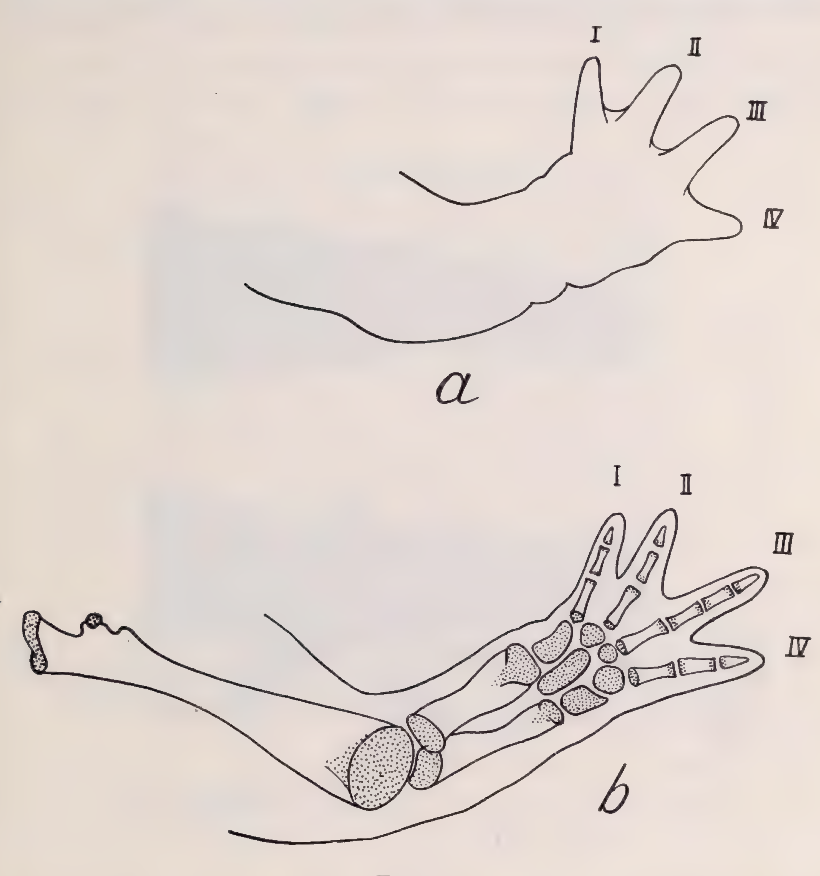


Fig. 45.

Dessins à la chambre claire du régénérat axial formé après retournement du territoire par le nº 475 (patte gauche invertie) : *a*, la patte vue du côté dorsal, le pli du coude tourné vers le dos ; *b*, son squelette.

le bourgeon reconnaissable était unique, peut-être par un processus précoce d'assimilation.

Le 3 juin, il s'est formé une patte gauche, dirigée en avant, la face palmaire tournée en dedans et vers le haut. Cette patte est photographiée le 15 juillet (fig. 44, *a*). L'animal est fixé le 25 février, au bout de onze mois et demi. La patte régénérée (fig. 45, *a*) montre,

après éclaircissement (fig. 45, *b*), le squelette d'une patte gauche invertie.

N° *486*. — Après retournement du territoire, le nerf est dévié dans la région dorsale, primitivement ventrale. Il se forme un gros

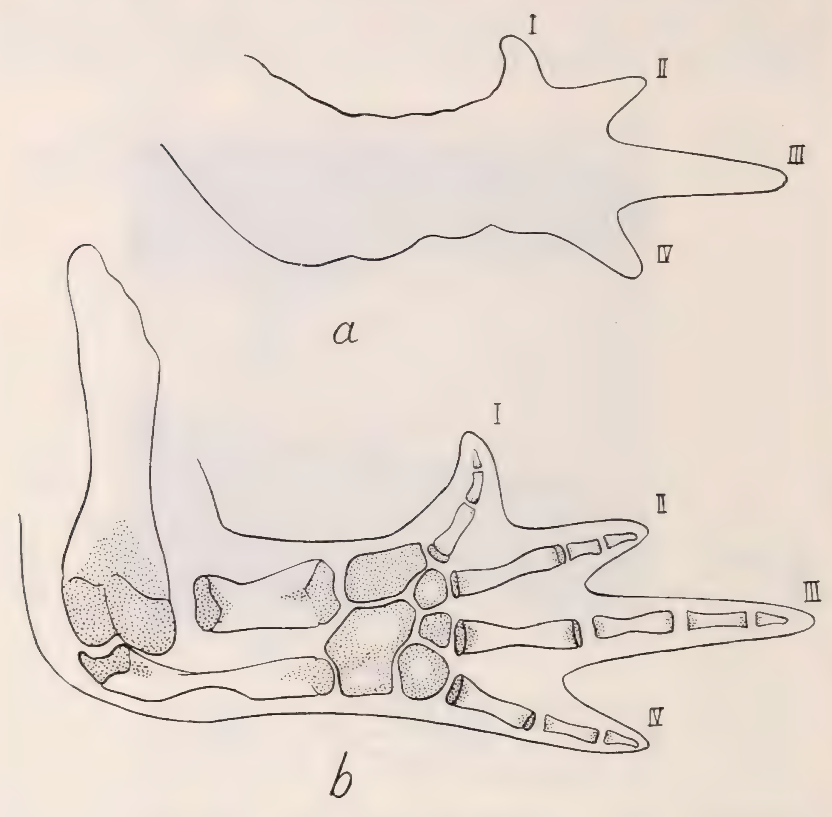


FIG. 46.

Régénérat résultant de l'assimilation d'un régénérat sur déviation par la néoformation axiale et donnant une patte gauche invertie, caractéristique des régénérats axiaux après retournement du territoire: *a*, dessin à la chambre claire du régénérat; *b*, son squelette.

bourgeon sur l'axe et, sur la déviation, un petit cône qui se déplace vers l'axe, fusionne avec le régénérat axial et est complètement assimilé par lui. Il en résulte la formation d'une patte gauche (fig. 46, *a*) qui est invertie, comme le montre l'étude du squelette (fig. 46, *b*).

Nos 515 et *521.* — Après retournement du territoire, le nerf est dévié dans la région ventrale primitivement dorsale.

En 515, il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui se déplace et devient axial: il donne une patte gauche invertie qui, en position d'activité, a sa face palmaire tournée vers le ciel (fig. 47, *a*).

En 521, il ne se forme rien sur la déviation et c'est un bourgeon axial qui évolue en donnant une patte gauche invertie qui est



Fig. 47.
Photographies de régénérats axiaux après retournement du territoire: ce sont, sur le côté droit, des pattes gauches inverties: *a*, nº 515; *b* nº 521.

photographiée au bout de trois mois (fig. 47, *b*). La patte, fixée plus d'un an après l'opération (fig. 48, *a*), montre, par l'étude du squelette (fig. 48, *b*), qu'elle est invertie, le radius et le doigt I se trouvant du côté dorsal.

Nº 523. — Après retournement du territoire, le nerf est dévié dans la région dorsale, primitivement ventrale.

Un bourgeon, né sur la déviation, se déplace et devient axial. Il donne une patte gauche invertie qui est photographiée au bout de trois mois (fig. 44, *b*).

Nº 625. — Après retournement de 180° d'une portion rectangulaire du territoire, le nerf est dévié dans la région ventrale pri-

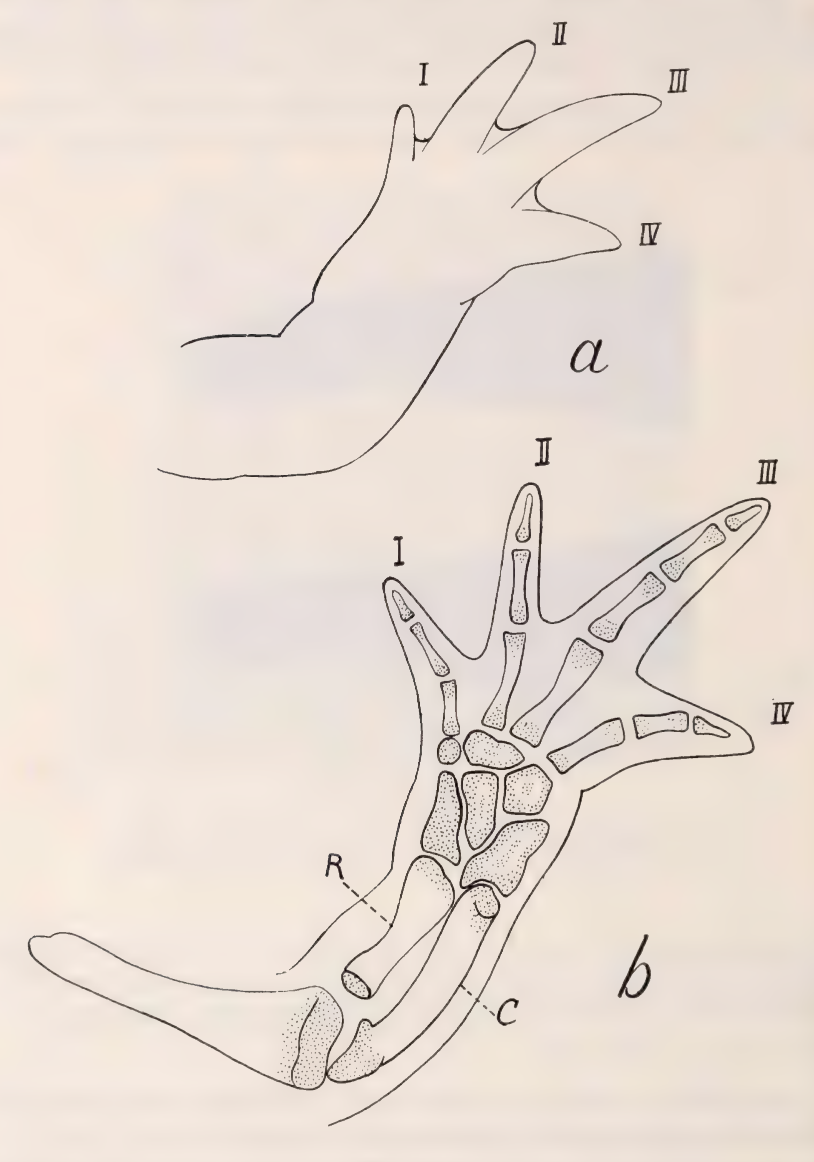


Fig. 48.

Dessins à la chambre claire du régénérat axial formé après retournement du territoire (patte gauche invertie) par le nº 521 : *a*, la patte dirigée en avant, le bord radial dorsal ; *b*, son squelette.

mitivement dorsale (fig. 49, *a*). Rien ne pousse sur la déviation. Il se produit une simple régénération axiale qui donne une patte gauche (fig. 49, *b*); l'analyse du squelette indique nettement qu'elle est invertie (fig. 49, *c*).

C. *Déviation dans la région ventrale primitivement dorsale* (fig. 49, *a*).

N° 452. — Après extirpation de l'humérus et du scapulum du côté droit, le nerf est dévié au-dessus de l'insertion du membre,

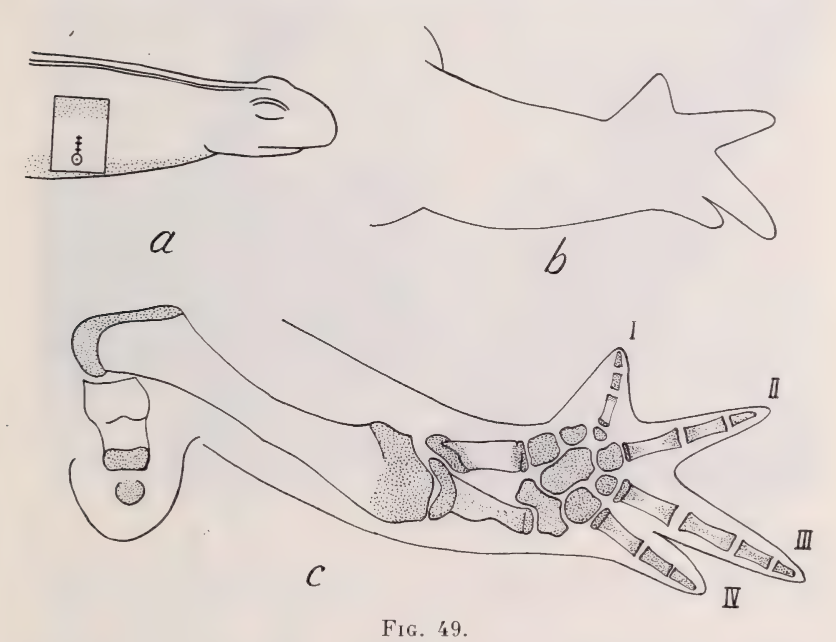


Fig. 49.

Retournement du territoire et déviation dans la région ventrale, primitivement dorsale: *a*, schéma de l'opération. Dessins à la chambre claire du régénérat axial: *b*, c'est une patte gauche invertie; *c*, son squelette.

puis le territoire est retourné de 180°, le 14 février. Il n'y a pas de régénération axiale.

Un bourgeon, formé le 3 mai sur la déviation, donne une palette avec indication des doigts le 1er août. Le 14 de ce mois, c'est une main à 4 + 1 doigts et le 31 une main à six doigts. Cette patte est dirigée en arrière, la face palmaire tournée contre le flanc. C'est donc une patte d r o i t e . Le pli du coude et le doigt I, qui est dédoublé, sont du côté dorsal de l'animal: la patte est i n v e r t i e (fig. 50, *a*).

Quand on retourne l'animal pour considérer la face palmaire du membre (fig. 50, *b*), on voit qu'il y a un doigt supplémentaire inséré ventralement (S); le doigt I est dédoublé.

L'examen du squelette par la face palmaire montre ce doigt



Fig. 50.

Dessins à la chambre claire représentant le régénérat sur déviation du n° 452: c'est une patte droite invertie: *a*, vue par la face d'extension; *b*, vue par la face palmaire et montrant le doigt supplémentaire; *c*, squelette de cette patte: le radius est très large; il y a un métacarpien et un doigt supplémentaires (S).

supplémentaire à deux phalanges porté par un très long métacarpien. Le radius, encore cartilagineux, est anormalement épais et représente peut-être l'ébauche de deux os (fig. 50, *c*).

N° 513. — On enlève le scapulum et l'humérus et l'on dévie le nerf dans la région située dorsalement par rapport au membre; on effectue ensuite la rotation de 180° du territoire, le 16 avril. Il n'y a pas de régénération axiale.

Le bourgeon, formé sur la déviation le 3 mai, donne le 14 août une palette à deux pointes, dirigée en arrière. L'une de ces saillies



FIG. 51.

Photographies du régénérat formé sur déviation en territoire retourné par le n° 513 (× 1,8 et 5,0): le régénérat en forme de colonne se termine par une main partiellement duplicaturée à 4 + 2 doigts.

constitue une main à quatre doigts dont le deuxième est partiellement dédoublé; ces doigts sont disposés, en allant du dos vers le ventre, dans l'ordre I II III IV. C'est donc une patte d r o i t e i n v e r t i e. L'autre saillie forme deux doigts insérés sur la face palmaire de la main principale.

Dans la suite, le membre devient une épaisse colonne qui se redresse et se dirige même légèrement vers la tête (fig. 51).

L'animal est fixé au bout d'un an et demi. La patte a repris maintenant son orientation primitive: elle est dirigée en arrière. Quand on la regarde par la face d'extension (fig. 52, *a*), on se rend compte que le doigt I est dorsal et l'on aperçoit l'un des doigts

supplémentaires. Vu par sa face palmaire (fig. 52, *b*), le membre montre nettement les deux doigts représentant la duplicature, insérés sur une base commune. Sur la patte éclaircie, examinée par la face palmaire (fig. 52, *c*), on voit le doigt II partiellement

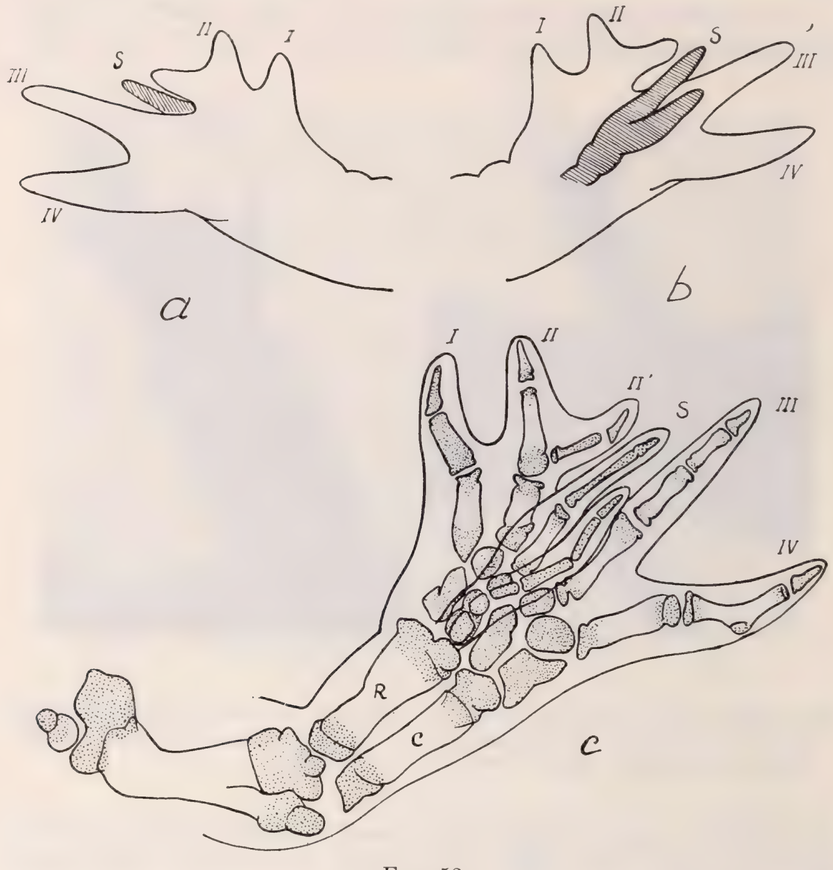


Fig. 52.

Régénérat sur déviation du nº 513, vu: *a*, par la face dorsale; *b*, par la face ventrale avec deux doigts supplémentaires insérés sur une base commune; *c*, squelette du régénérat vu suivant la même orientation qu'en *b*: dédoublement partiel de l'humérus, doigts supplémentaires (S).

dédoublé et les deux doigts supplémentaires insérés sur une base renfermant des pièces carpiennes en surnombre. Leur position sur le carpe semble indiquer une duplicature suivant un plan miroir radial donnant des doigts I′ et II′. Le radius et le doigt I sont du côté dorsal comme dans toute patte invertie.

N° 524. — Après ablation de l'humérus et du scapulum, le nerf est dévié dorsalement, puis le territoire est retourné de 180°, le 20 avril. Le 17 mai, il y a déjà un gros bourgeon sur la déviation:

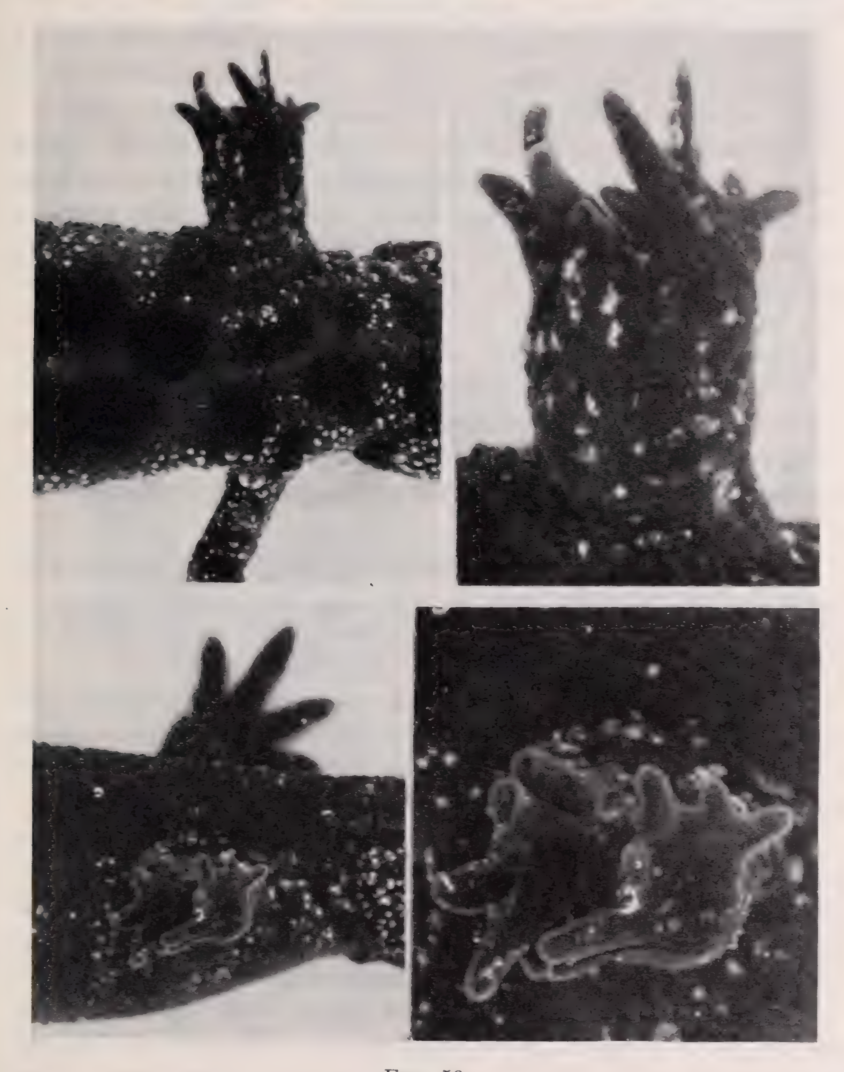


Fig. 53.

Photographies du régénérat tétraplicaturé formé sur déviation par le n° 524 (× 1,8 et 5,0). En haut, le régénérat, vu ventralement, se termine par deux mains dont la primaire est à droite; en bas, on voit, à droite, la main primaire à quatre doigts avec, en haut, deux des trois doigts représentant sa propre duplicature; à gauche, la main secondaire à quatre doigts plus un doigt supplémentaire.

il s'accroît lentement et, le 13 juillet, est nettement dédoublé. Le 23 de ce mois, il s'est formé, sur une base commune, deux palettes présentant l'indication des doigts. Le 14 août, une large base commune porte deux mains ayant chacune 4 + 1 doigts.

Quand le régénérat est photographié, le 31 octobre (fig. 53), il est formé d'une large colonne, insérée perpendiculairement sur le flanc, terminée par deux mains. Une main primaire située antérieurement porte quatre doigts dont le n° I est du côté dorsal. Sur sa surface d'extension se trouve une troisième main à trois doigts dont deux sont visibles sur la photographie. En face de la main primaire et lui faisant vis-à-vis par sa face palmaire, une main secondaire porte quatre doigts plus un doigt supplémentaire. L'animal est fixé au bout d'un an. En tenant compte du fait que la palette principale pointait en arrière, on peut interpréter cette formation de la façon suivante. Il s'est formé une patte droite qui occupe dans l'ensemble une situation antérieure (fig. 54, *a*). Si on la suppose seule et qu'on la couche vers l'arrière en position de repos, l'ordre des doigts indique que le bord radial est dorsal, que c'est une patte droite invertie.

La deuxième patte, plus postérieure, regarde par sa face palmaire la face palmaire de la première (fig. 54, *b*). C'est l'image en miroir de la patte principale; elle représente une patte gauche réverse (face palmaire tournée vers l'extérieur).

Chacune de ces pattes présente, à son tour, une duplicature partielle: la main principale a formé dorso-latéralement trois doigts incomplets (fig. 54, *a* et *b*); la main secondaire (fig. 54, *c*) a engendré un doigt supplémentaire S inséré dorsalement.

L'étude du squelette montre, à la base, un humérus extrêmement large et partiellement dédoublé (fig. 54, *d* et *e*). Il y a deux zeugopodes dont les pièces sont encore en grande partie cartilagineuses. Il y a deux carpes avec quelques cartilages supplémentaires. Deux mains à quatre doigts sont l'image l'une de l'autre.

La main primaire (à gauche sur la figure 54 *d*), vue par sa face dorsale, porte un cartilage trifurqué avec une phalange sur l'un des sommets qui correspond à ce qui reste des trois doigts de sa duplicature secondaire. La main secondaire (à droite sur la figure 54 *d*) porte dorsalement un doigt surnuméraire (S) auquel correspondent deux cartilages carpiens en surnombre. Il s'agit, en définitive, d'une tétraplicature partielle.

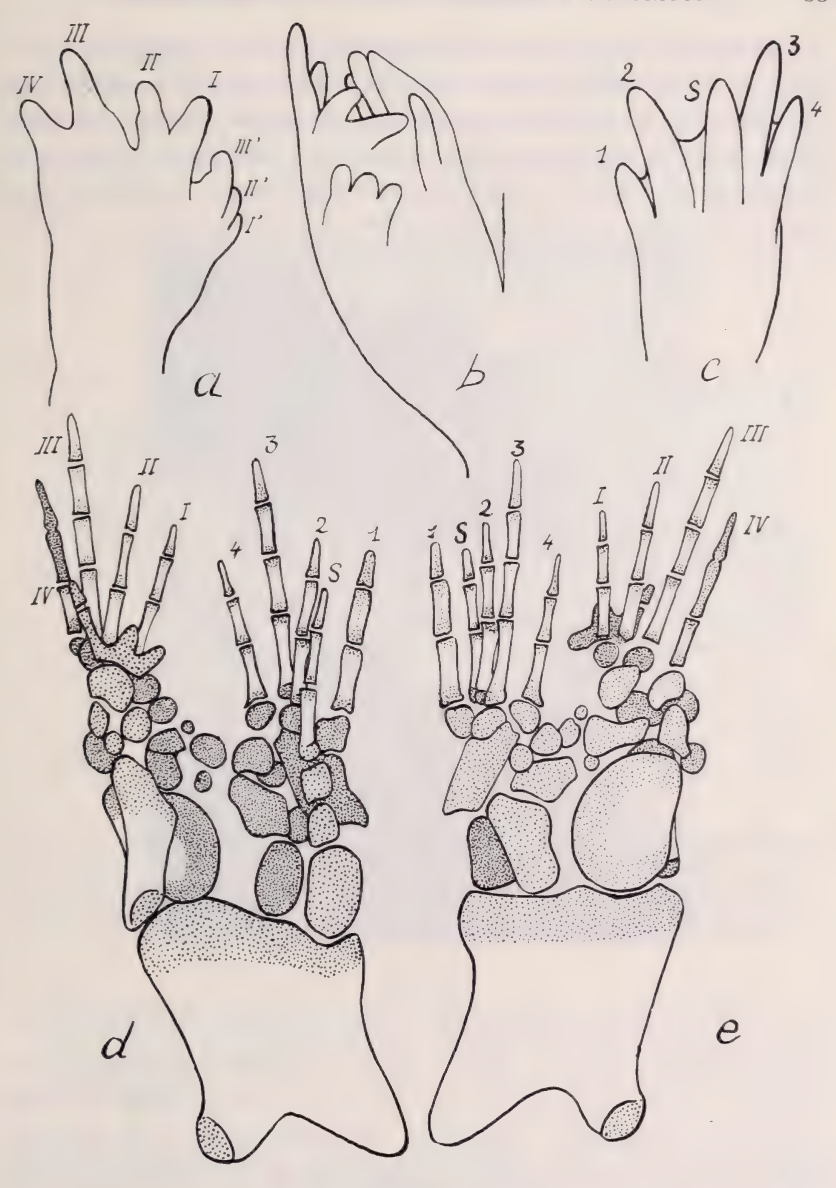


FIG. 54.

Dessins à la chambre claire représentant le régénérat du n° 524: *a*, la main primaire à quatre doigts vue dorsalement, avec son doublet à trois doigts; *b*, les deux mains primaire et secondaire vues latéralement; *c*, la main secondaire vue dorsalement avec le doigt supplémentaire S; *d*, squelette des régénérats (main primaire à gauche) orientés comme *b*; *e*, squelette vu par la face opposée. Noter l'élargissement de l'humérus; I' à III' le doublet de la patte primaire; S le doublet de la patte secondaire.

N° 637. — C'est le seul cas ayant donné un régénérat hypotypique. Il se forme, en effet, sur la déviation, un bourgeon qui s'accroît mal et qu'il faut dénuder à plusieurs reprises. Au bout de dix mois, il est devenu une formation cylindrique épaisse portant un seul doigt. Ce régénérat fut amputé par le milieu pour essayer d'obtenir une nouvelle différenciation, mais il se cicatrisa et resta sans progrès pendant toute la durée de l'observation.

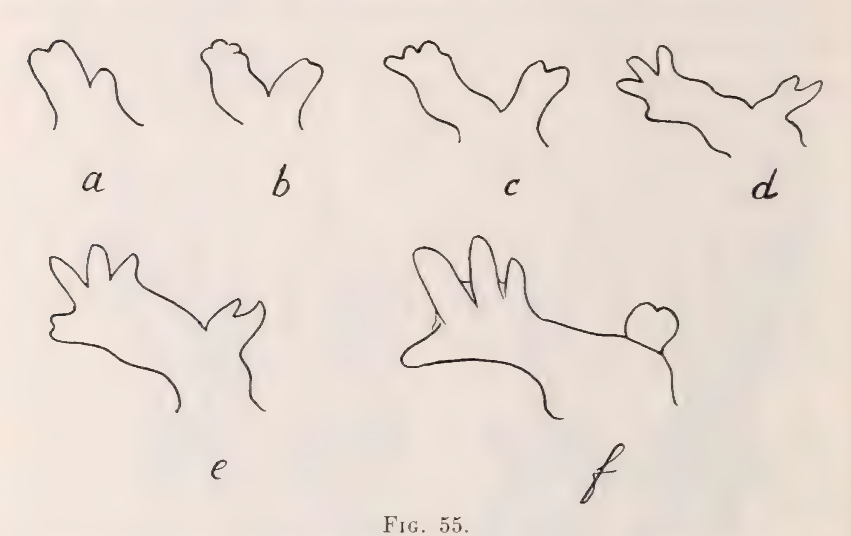


FIG. 55.

Croquis représentant l'histoire du régénérat du n° 522 : *a*, bourgeon dédoublé ; *b*, *c*, à gauche, palette à quatre doigts indiqués ; à droite, palette à deux doigts ; *d*, une patte à quatre doigts et un bourgeon secondaire à deux doigts ; *e*, la patte située à gauche se différencie, l'autre régresse ; *f*, main primaire normale et simple saillie secondaire bilobée.

D. *Déviation dans la région dorsale primitivement ventrale.*

La déviation est ici faite, avant ou après retournement du territoire, dans cette région qui est située normalement du côté ventral par rapport à l'insertion du membre et dans laquelle, nous l'avons vu, il est presque impossible de provoquer la formation d'un régénérat capable de se différencier.

N° 522. — Après ablation du scapulum et de l'humérus, le nerf est dévié, en territoire retourné, dans la région primitivement ventrale, à la limite de la peau pigmentée de rouge, le 19 avril. Il n'y a pas de régénération axiale.

Il se forme, dès le 11 mai, un bourgeon sur la déviation ; le 23 juillet, ce bourgeon est nettement double (fig. 55, *a*), la saillie principale étant dirigée en arrière et constituant le régénérat primaire qui est bilobé. Sur ce composant primaire se trouve un régénérat secondaire sous forme d'une palette montrant l'indication de



Fig. 56.

Photographies du régénérat formé sur déviation par le n° 522 (× 1,8 et 5,0). Il y a une patte primaire visible à gauche et une formation secondaire primitivement à deux doigts et réduite par involution à une simple tubérosité bilobée.

deux doigts (fig. 55, *b*, *c*). Le 3 septembre, sur un tronc commun sont insérés une main déjà pigmentée à trois doigts et un régénérat plus clair portant deux doigts (fig. 55, *d*). En réalité, le régénérat primaire possède, outre les trois doigts, une saillie correspondant au doigt IV en voie de dédoublement (fig. 55, *e*). Le 31 octobre, cette formation est photographiée (fig. 56). Il y a une main primaire invertie à quatre doigts et sur la base de ce régénérat se trouve

inséré le deuxième composant encore bilobé, mais en voie de régression (fig. 55, *f*).

Dans la suite, le régénérat secondaire se réduisit, en effet, à une simple tubérosité sans squelette. L'éclaircissement de la patte montre un os basal (humérus) avec un rudiment de scapulum. Le zeugopode paraît représenté par deux cartilages et une partie ossifiée soudée à l'humérus; il y a six pièces carpiennes, cinq métacarpiens, les phalanges des doigts I, II, III et IV et une phalange



Fig. 57.

Photographie du nº 570, porteur d'un régénérat sur déviation après retournement du territoire (× 2,0). Il y a, sur une base qu'ils cachent, sept doigts groupés en 4 + 3.

unique insérée sur le IVᵉ métacarpien, représentant un dédoublement partiel du doigt IV.

En se basant sur l'orientation des bourgeons, on peut dire que la patte principale dirigée en arrière est une patte droite. Sa main comporte quatre doigts dont le I est tourné vers le dos; le III, reconnaissable à ses trois phalanges et le IV (dédoublé) sont tournés vers le ventre. C'est donc une patte droite invertie. Quant à la main secondaire, primitivement à deux doigts, c'est une simple saillie sans squelette réduite à un tubercule.

Nº 570. — Après extirpation de l'humérus et du scapulum, on retourne le territoire de 180° et on dévie le nerf brachial dans

la région primitivement ventrale à la limite de la peau pigmentée de rouge, le 13 mai.

Il se forme, en juin, sur la déviation, un cône qui reste stationnaire jusqu'en octobre. En mai de l'année suivante, ce bourgeon a donné une patte bien vascularisée dont la main est dédoublée en 4 + 3 doigts. Les deux palettes forment entre elles un angle

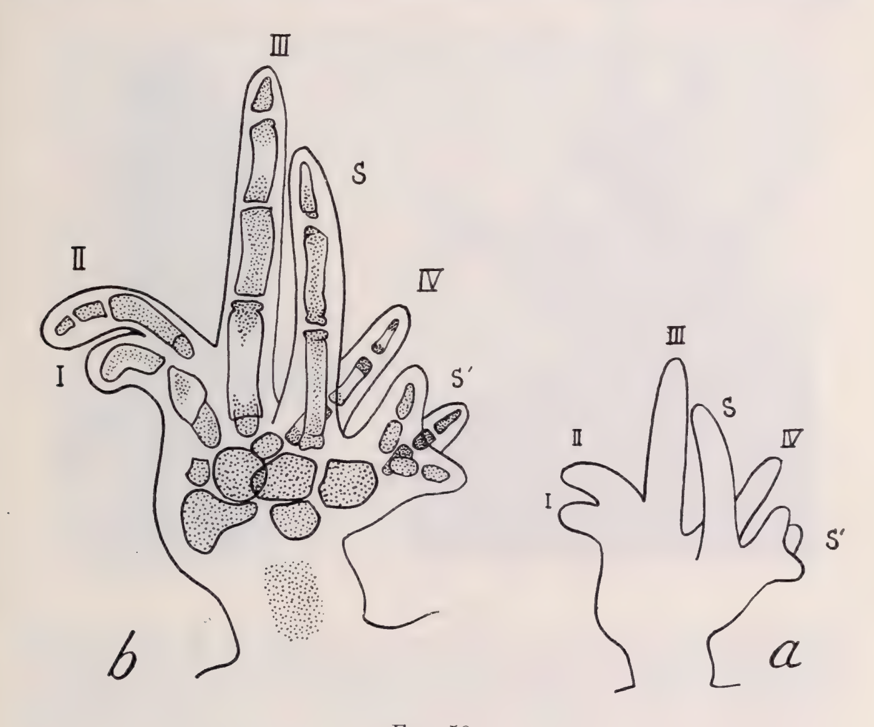


Fig. 58.

a, dessin à la chambre claire du régénérat du n° 570: on voit une main à quatre doigts, une seconde main (S') à trois doigts courts et un gros doigt supplémentaire (S); *b*, squelette de ce régénérat.

d'environ 90°: l'une située dans un plan antéro-postérieur est une main à quatre doigts dont un (probablement le 3e) est très grand; l'autre palette, orientée dorso-ventralement ou presque, porte trois doigts (fig. 57).

L'animal est fixé le 2 septembre. Le régénérat comporte à ce moment (fig. 58, *a*) une main à quatre doigts, un gros doigt supplémentaire (S) et un groupe de trois doigts partiels (S′) représentant la main secondaire en pleine régression. Le carpe comprend

7 pièces cartilagineuses. Les parties proximales manquent entièrement à part une ébauche cartilagineuse mal définie (fig. 58, *b*). L'asymétrie de la patte primaire ne peut être définie.

N° 572. — Ablation du scapulum et de l'humérus; retournement de 180° et déviation du nerf dans la zone primitivement ventrale, le 11 mai.

Le 23 mai, il se forme sur la déviation, mais très près de la

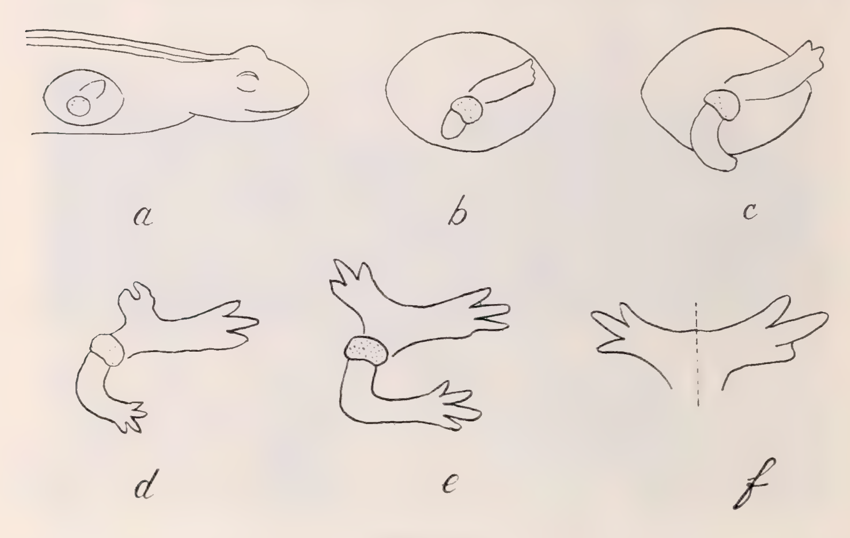


Fig. 59.

Croquis retraçant l'histoire du régénérat sur déviation du n° 572: *a*, schéma de l'opération: le cône naît très près de la cicatrice du membre amputé; *b*, il s'est allongé en palette; en arrière de la cicatrice axiale naît un bourgeon qui, en *c*, *d*, *e*, se transformera en une patte gauche invertie; *c* le régénérat sur déviation est une palette avec indication de trois doigts; *d*, il se dédouble en formant un deuxième régénérat qui, en *e*, a formé trois doigts comme la main primaire; *f*, disposition en miroir des deux régénérats.

cicatrice du membre amputé, un cône (fig. 59, *a*) qui s'accroît en une palette dirigée en avant. Le 23 juillet, il s'est formé en arrière de la cicatrice de la patte, un cône sub-axial qui pointe d'abord en arrière (fig. 59, *b*), puis forme une palette qui se coude et se dirige en avant (fig. 59, *c*, *d*). Ce régénérat, pratiquement axial, donnera une patte gauche, dirigée en avant et invertie.

Pendant ce temps, le régénérat formé sur la déviation, s'est divisé en deux parties: l'une, dirigée en avant, possède trois doigts et paraît représenter la formation primaire qui serait, dans ce cas,

une patte gauche invertie, manquant du doigt I (fig. 59, *e*); l'autre, dirigée en arrière, possède également trois doigts. Le 3 octobre, ce régénérat est photographié (fig. 60): le troisième doigt de la patte secondaire a été résorbé.

Examiné par la face ventrale (fig. 59, *f*), le régénérat montre une patte primaire gauche à trois doigts et une patte droite réverse



FIG. 60.

Photographies du régénérat du nº 572 (× 1,3 et 4,0). Situé dorsalement par rapport à la patte axiale régénérée, le régénérat sur déviation s'est dédoublé en deux mains à 3 + 3 doigts; un des doigts du composant postérieur s'est résorbé.

en miroir, réduite à deux doigts. Si l'interprétation est exacte, la patte primaire née sur la déviation après retournement du territoire, serait une patte gauche alors que toutes les autres pattes similaires étaient des pattes droites. Il est possible que cela tienne à la situation du bourgeon qui était en contact direct avec la cicatrice du membre amputé et aurait pu recevoir du matériel axial qui lui aurait imposé son orientation.

Nº 573. — Après ablation de l'humérus et du scapulum et retournement du territoire, le nerf est dévié dans la zone primitivement ventrale, le 11 mai. Le 13 juillet, il y a deux bourgeons,

un sur la déviation, l'autre à la partie postéro-ventrale de la cicatrice du membre amputé. Le régénérat axial reste longtemps stationnaire: ce n'est qu'un an plus tard qu'il commence à pousser et donne une main à quatre doigts.

Sur la déviation, le cône est devenu une palette à deux doigts (14 août), puis à trois doigts (31 août). Dans la suite, cette palette cesse de se différencier, se pigmente, ne montre plus que deux doigts. C'est un régénérat hypotypique qui comprend un humérus, deux pièces du zeugopode, deux cartilages carpiens, deux métacarpiens et deux doigts à une et deux phalanges. La patte axiale est une patte gauche invertie à quatre doigts.

N° 565. — Même opération. Il se forme sur la déviation un cône puis une palette à trois doigts dont un rudimentaire, les deux autres étant croisés en X. Cette formation hypotypique est amputée au bout de onze mois et reforme une main à trois doigts, dirigée vers la face ventrale.

E. *Conclusions.*

I. Alors que, dans le territoire en place, les régénérations axiales donnent, du côté droit, des pattes droites normales (dirigées en arrière; bord cubital dorsal) (fig. 61, A), les pattes axiales formées dans un territoire retourné de 180°, sont, par rapport à l'animal, des pattes d'asymétrie inverse, donc des pattes gauches et de plus inverties (le bord cubital est ventral).

Ces pattes sont conformes à la nouvelle orientation du territoire mais inverses à la latéralité du corps de l'animal, en raison du renversement des axes antéro-postérieur et dorso-ventral dû au retournement (fig. 61, B).

Toutes ces pattes axiales sont simples, non duplicaturées.

II. Les pattes formées sur une déviation dans la région dorsale comprise entre l'insertion du membre et la crête sont des pattes duplicaturées, que le territoire soit normalement orienté ou qu'il ait été retourné de 180°. Dans ce dernier cas, la déviation a été faite dans la région primitivement dorsale devenue secondairement ventrale.

Dans le territoire normalement orienté, les pattes primaires formées sur déviation sont d'asymétrie inverse au côté, mais en accord avec l'axe dorso-ventral. Ce sont des pattes gauches nor-

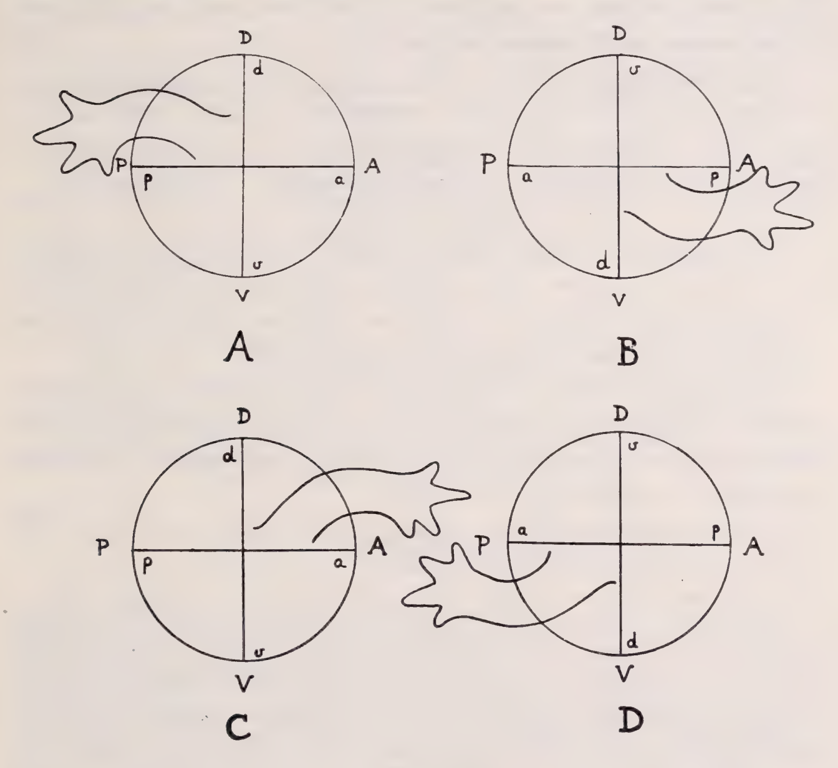


Fig. 61.

Figure schématique montrant quatre types de pattes et leurs rapports avec les axes AP et DV.

En haut, *pattes axiales :* A, patte droite normale (dd, aa) en territoire normal; B, patte gauche invertie (dv, ap) sur territoire retourné de 180°. En bas, *pattes primaires sur déviation :* C, patte gauche normale (dd, aa) en territoire normal; D, pàtte droite invertie (dv, ap) en territoire retourné de 180°.

males, non inverties : l'ordre dorso-ventral de séquence des doigts est IV III II I (fig. 61, C).

Après retournement de 180° du territoire, les pattes primaires formées sur les déviations sont, par rapport au corps de l'animal, des p a t t e s d r o i t e s i n v e r t i e s (fig. 61, D). L'ordre dorso-ventral de séquence des doigts est maintenant I II III IV, ce qui résulte de l'inversion de l'axe dorso-ventral.

On peut résumer les résultats dans le tableau suivant, où j'utiliserai les expressions orthotopique et hétérotopique, empruntées au langage employé pour les transplantations, pour désigner les régénérats axiaux et ceux sur déviation dans la zone dorsale entre patte et crête:

Sur le côté droit	Territoire non retourné	Après retournement 180°
Reg. axiaux (orthotop.)	*Droite normale*	*Gauche invertie*
Rég. sur dév. (hétérotop.)	*Gauche normale*	*Droite invertie*

Les régénérats axiaux ont toujours l'asymétrie conforme à l'axe A-P du territoire. En territoire normal, cette asymétrie est conforme à la latéralité; en territoire retourné (inversion de l'axe A-P) elle est inverse à la latéralité de l'animal.

Les régénérats hétérotopiques ont toujours, dans le composant primaire, l'asymétrie inverse à l'axe A-P du territoire. En territoire normal, cette asymétrie est inverse, en territoire retourné conforme à la latéralité de l'animal.

Tous les régénérats formés dans un territoire retourné de 180° sont invertis (inversion de l'axe D-V).

III. Les duplicatures obtenues après déviation en zone hétérotopique dorsale correspondent à deux mains ou deux pattes disposées en miroir, se faisant vis-à-vis par leurs faces palmaires. L'importance de la duplicature, en territoire retourné, est aussi grande, même plus marquée que dans le territoire normalement orienté. Dans les deux cas, cette intensité du dédoublement est d'ailleurs variable. Chaque composant peut, à son tour, subir une duplicature partielle.

IV. Les déviations faites dans la zone ventrale du territoire en place n'ont permis d'obtenir que des régénérats rares, misérables, incapables de se différencier. La déviation, dans la même région, mais en territoire retourné de 180°, a permis d'observer trois régénérats différenciés et duplicaturés pour deux régénérats hypotypiques. Cependant, les parties proximales manquent ou sont incomplètement formées. Les résultats restent inférieurs à ceux que donne la région dorsale.

L'asymétrie des trois régénérats obtenus après retournement n'a pas pu être établie avec certitude. Dans un cas (n° 570), on

ne peut rien en dire. Dans le nº 522, la patte primaire paraît bien être une droite invertie, comme c'est le cas pour la région dorsale. Enfin, dans le nº 572, il semble que le composant primaire soit une patte gauche invertie, ce qui serait contraire à la règle générale. Encore faut-il remarquer que l'interprétation n'est pas certaine et que le bourgeon né sur la déviation était si près de l'axe qu'il peut en avoir été influencé dans la détermination de son asymétrie.

V. En définitive, la duplicature est la conséquence de l'excitation à la croissance des portions hétérotopiques du territoire. Elle est sans rapport avec l'orientation du nerf dévié par rapport aux axes du territoire.

Chapitre VII

DÉVIATION DU CÔTÉ GAUCHE DU NERF BRACHIAL DROIT

A. *Principe et résultats de l'expérience.*

Ces expériences ont été entreprises pour vérifier, par une autre méthode que celle du retournement de territoire, l'hypothèse que nous avions envisagée pour expliquer la duplicature: celle d'un conflit entre la direction de croissance que tend à imposer le nerf dévié et la direction de croissance qui semble être propre au territoire et qu'indiquent à la fois la migration des matériaux et le déplacement des régénérats formés sur les lieux de déviation.

Quand on dévie un nerf droit dans la zone hétérotopique dorsale droite, on est obligé de le retourner et de l'orienter dans le sens ventro-dorsal. Au contraire la direction de croissance que tend à imposer le territoire paraît être dorso-ventrale. Si, par contre, on dévie un nerf droit dans la zone hétérotopique gauche, le nerf est dirigé dans le sens dorso-ventral, conforme à la direction de croissance du territoire lui-même. Par suite de cette coïncidence, il ne devrait plus y avoir de duplicatures.

En fait, cette prévision s'est révélée inexacte, ce qui permet de rejeter comme non fondée l'hypothèse que nous avions formulée. La déviation à gauche fait apparaître, aussi bien qu'à droite, des pattes duplicaturées.

La technique de l'opération est simple. Dans aucun cas, la patte gauche normale n'est touchée. Le nerf brachial droit doit être préparé dans toute sa longueur. On lui fait franchir la région

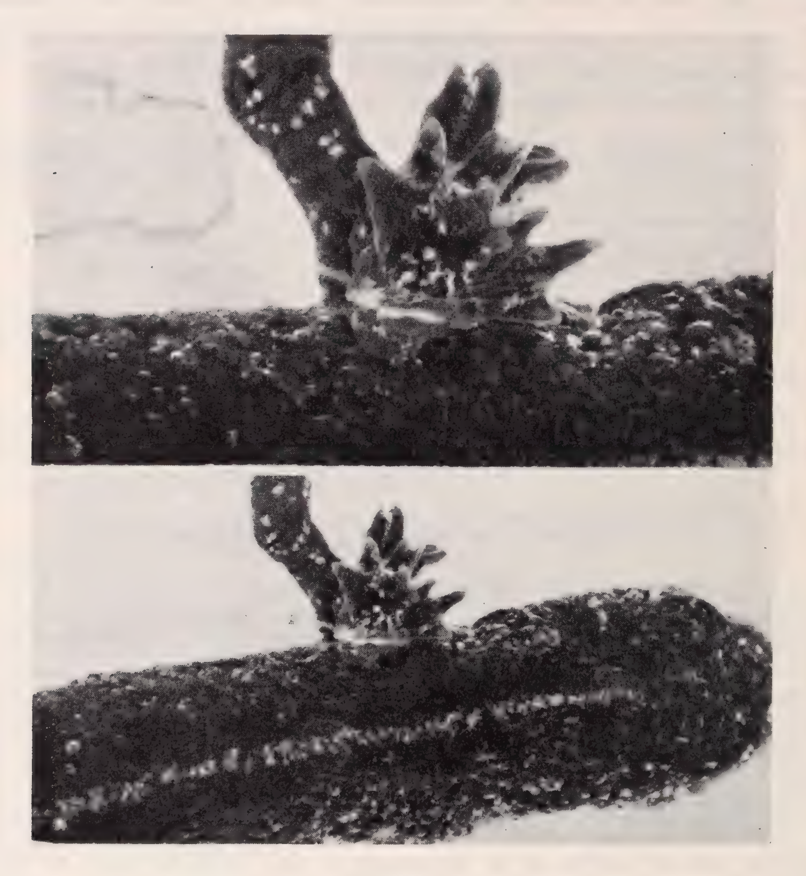


Fig. 62.

Photographies du régénérat tétraplicaturé formé sur déviation, à gauche, du nerf brachial droit, chez l'animal nº 451 (× 1,4 et 2,8). Formé un peu au-dessus de la patte gauche normale, ce régénérat comprend quatre mains à 4 + 4 + 4 + 3 doigts dont on n'aperçoit qu'une partie.

médiane, soit dans un tunnel creusé sous la crête, soit à ciel ouvert en ouvrant à travers la crête une tranchée qui est ensuite suturée.

De seize expériences, il a été obtenu neuf cônes de régénération qui ne se sont pas différenciés, quatre pattes hypotypiques et trois pattes complètes et duplicaturées. Une déviation faite à proximité

immédiate de la crête, du côté gauche (nº 488), a été étudiée dans le chapitre IV.

Nº 451. — Le nerf passant en tunnel sous la crête est dévié du côté gauche à un tiers du membre, le 13 février 1946. Il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui, le 13 juillet, est devenu une palette dirigée en avant avec indication des doigts. Le 1er août, c'est une patte duplicaturée à 4 + 3 doigts. Dans la suite, chacune des deux mains se dédouble à son tour, si bien que l'on a une formation tétraplicaturée, insérée un peu au-dessus de la patte gauche (fig. 62).

L'analyse, faite le 20 novembre, montre que l'on a une première formation comportant deux mains à quatre doigts et un deuxième composant constitué par une main à quatre doigts et une main à trois doigts (fig. 63, *a*).

Quand l'animal est fixé, le 20 janvier 1947, le nombre des doigts dont plusieurs étaient probablement sans squelette, se trouve réduit à quatre, au lieu de sept, pour le composant ventral et à six, au lieu de huit, pour le composant dorsal (fig. 63, *b*).

L'analyse du squelette montre une patte ventrale dont les quatre doigts ont été ulcérés et ont perdu des phalanges. Cette patte qui ne contient, en plus du carpe, qu'un cubitus incomplet, un radius cartilagineux et un rudiment d'humérus, est en rapport, par ce dernier, avec l'humérus de l'autre composant plus dorsal (fig. 63, *c*).

Celui-ci montre un humérus incomplet, plus ou moins soudé au cubitus, un radius partiel, un carpe et une main à quatre doigts, portant deux doigts supplémentaires qui sont des doigts III′ et IV′. On se rend nettement compte de cette disposition quand on regarde la patte de profil (fig. 63, *d*). On voit que les doigts I et II sont restés simples tandis que les doigts III et IV font face à leurs doublets III′ et IV′.

Si l'on considère cette patte, qui est la plus complète, comme primaire, on voit que ce serait une p a t t e d r o i t e n o r m a l e, dont l'asymétrie est contraire à la latéralité du côté gauche. Le deuxième composant est son image en miroir, les deux faces palmaires se regardant: c'est une patte gauche réverse.

Chacun de ces deux composants a subi un début de duplicature secondaire. De la main à quatre doigts qui doublait le constituant primaire, il ne reste plus que les deux doigts III′ et IV′

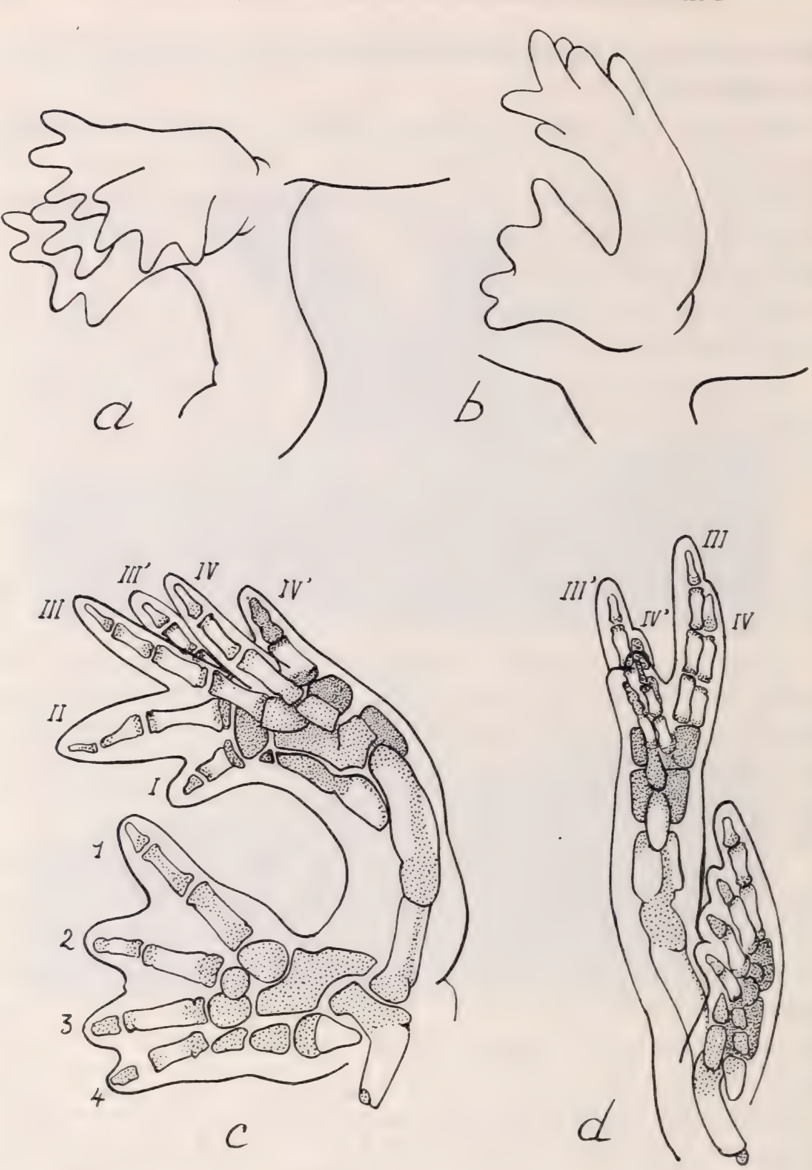


Fig. 63.

Dessins à la chambre claire du régénérat tétraplicaturé du n° 451: *a*, dessin au moment où le régénérat comporte deux mains primaire et secondaire à quatre doigts, elles-mêmes dédoublées en mains à quatre et trois doigts; *b*, le régénérat deux mois plus tard; le composant dorsal a toujours quatre doigts, mais son doublet n'en a plus que deux; le composant ventral à quatre doigts rongés par des ulcérations qui ont, en outre, fait complètement disparaître son doublet; *c*, squelette des deux composants; *d* examen par le bord cubital montrant la duplicature suivant le plan miroir cubital du composant dorsal.

qui sont insérés dorsalement sur ce composant. De la main à trois doigts qui doublait le composant secondaire, réduite à deux doigts deux mois plus tard, il ne reste rien sur la patte fixée et éclaircie.

Nº 455. — Déviation du nerf brachial droit du côté gauche à mi-distance entre la patte et la crête, le 23 février 1946.



Fig. 64.

Photographies du régénérat né sur déviation du nº 455 (× 1,4 et 3,5). Sur une base large et courte sont insérées deux mains à 4 + 2 doigts.

En avril, il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui restera longtemps sans progrès. Le 13 juillet, il commence à pousser et forme une palette dirigée en avant. Le 1er août, cette palette est bilobée; le 19 août, elle a donné deux mains à trois et à deux doigts faisant entre elles un angle d'environ 45°. Le régénérat est photographié le 31 octobre (fig. 64). Sur une base courte et trapue sont insérés six doigts.

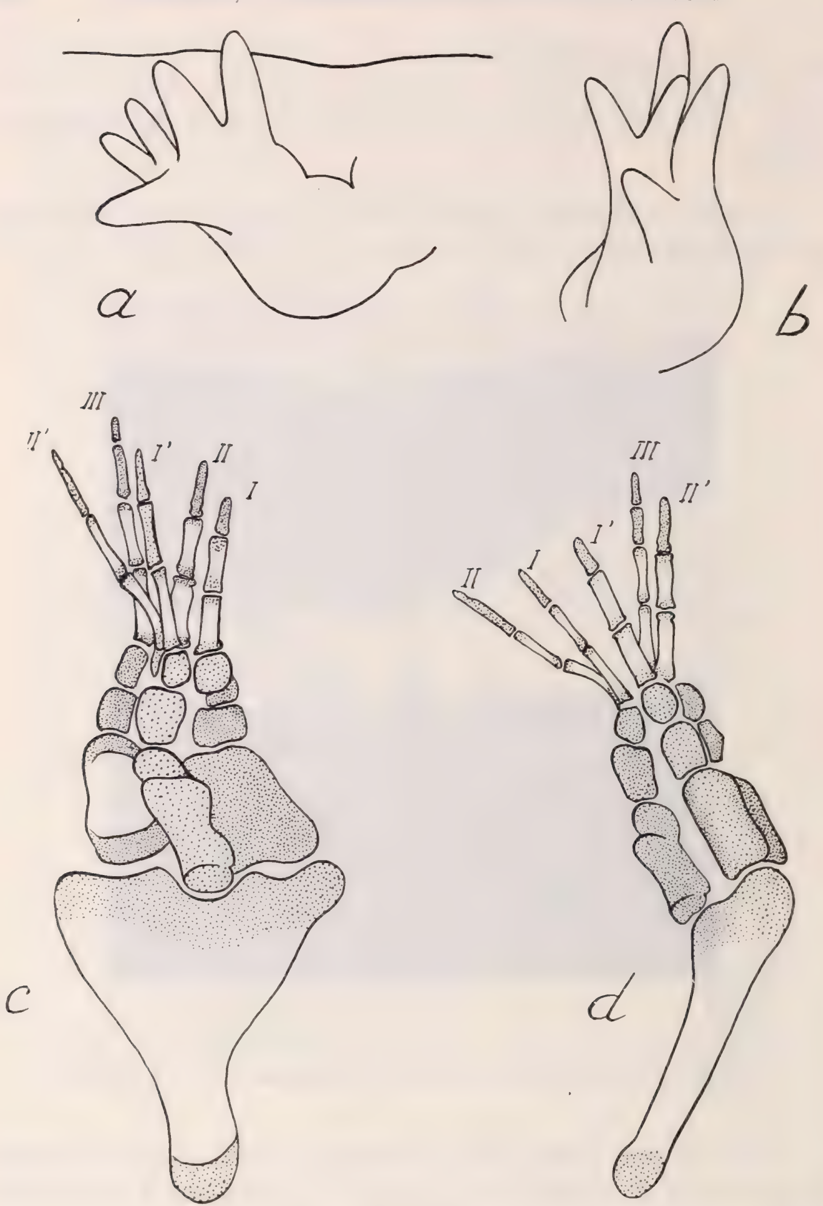


Fig. 65.

Dessins à la chambre claire du régénérat du n° 455, au moment de la fixation: *a*, vue dorsale; la main à quatre doigts a perdu par ulcération le doigt IV et porte ventralement deux doigts supplémentaires; *b*, vue latéro-ventrale; *c*, squelette vu par la face ventrale montrant les doigts supplémentaires (probablement I' et II'; *d*. squelette vu de profil. Noter en *c* l'élargissement de l'humérus et le dédoublement d'un os du zeugopode.

Quand l'animal est fixé, le 20 janvier 1947, il n'y a plus que cinq doigts paraissant groupés en 3 + 2 (fig. 65 *a* et *b*). Il semble que ce soit le doigt IV de la main principale qui ait disparu, sans doute à la suite d'ulcérations comme cela arrive souvent.

L'analyse du squelette (fig. 65, *c*, *d*) montre un humérus anor-



Fig. 66.

Photographie du régénérat duplicaturé du nº 527 (× 1,1 et 2,8). Le régénérat est formé de deux pattes à quatre doigts, la primaire (droite normale) dirigée en avant.

malement large, un zeugopode en partie duplicaturé, les métacarpiens et les phalanges des doigts I à III, ainsi que deux doigts supplémentaires paraissant être des doigts I′ et II′. Il s'agirait d'une duplicature suivant le plan miroir radial.

La direction de croissance indique que le régénérat principal,

primaire, devait être une patte droite, dirigée en avant, non invertie.

Nº 527. — Déviation du nerf brachial droit du côté gauche à mi-distance entre la patte et la crête, le 20 avril 1946.

Il se forme en mai, sur la déviation, un gros bourgeon qui

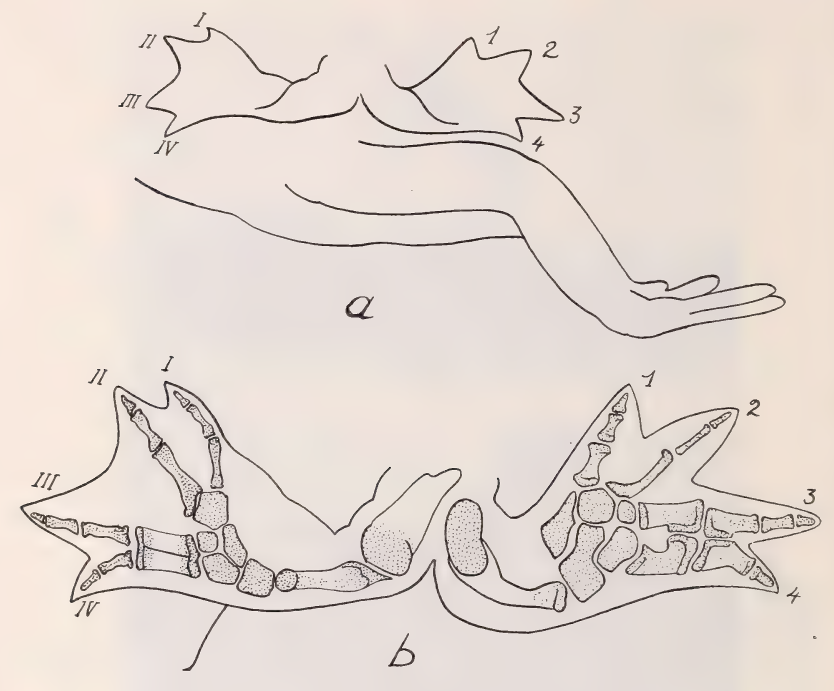


Fig. 67.

Dessins à la chambre claire du régénérat nº 527: *a*, la patte gauche normale dirigée en arrière; au-dessus le régénérat duplicaturé comprenant une patte primaire droite, dirigée en avant et paraissant invertie, et un composant secondaire dirigé en arrière et paraissant également inverti; *b*, squelette de ce régénérat; les deux composants ont subi une torsion qui a tourné vers l'extérieur leurs faces d'extension et leur donne l'apparence d'être inverties.

s'ulcère et qui doit être amputé par le milieu. Au début d'août, il sort de son inertie et donne une formation à deux sommets dont le plus gros est dirigé en avant. Le 20 septembre, il y a deux avant-bras et deux mains dont l'une a quatre doigts et l'autre trois.

Quand le régénérat est photographié, le 31 octobre (fig. 66), il est constitué par une base commune portant deux pattes pourvues chacune de quatre doigts. La primaire qui s'est différenciée en pre-

mier lieu, est dirigée vers l'avant: c'est une patte d r o i t e n o n i n v e r t i e (fig. 67, *a*). Le composant secondaire, dirigé en arrière, est son image en miroir.

Un fait surprenant est que les deux mains se font vis-à-vis par leurs faces dorsales ou d'extension. L'analyse du squelette (fig. 67, *b*) montre, dans la patte primaire, un humérus partiel, un seul os du zeugopode et quatre doigts qui se suivent, dans le sens dorso-ventral, dans l'ordre I II III IV, comme s'il s'agissait d'une patte invertie. Il en est de même du composant secondaire où les doigts se suivent dans l'ordre 1 2 3 4. A première vue, on aurait donc deux pattes inverties se faisant vis-à-vis par leurs faces dorsales. Un examen plus approfondi montre que les deux pattes ont subi une torsion qui leur a permis de s'étaler en avant et en arrière, leur faces d'extension tournées en dehors.

Pour les interpréter correctement, il faut par la pensée les détourner de manière à ramener en face l'une de l'autre leurs faces ventrales. En même temps, leurs axes radio-cubitaux se trouveraient reportés en situation normale, le bord cubital et le doigt IV se trouvant dorsaux. Il s'agit, en définitive, d'une p a t t e p r i m a i r e d r o i t e n o r m a l e et d'une secondaire qui est une gauche réverse, image dans un miroir de la première.

N° 495. — Le nerf brachial droit, passant dans un tunnel sous la crête, est dévié à gauche, très près de la crête, le 24 avril 1946. Il se forme, sur la déviation, un bourgeon qui reste stationnaire et qu'il faut dénuder à plusieurs reprises. Cependant, il commence à pousser et forme, au début d'août, une palette à deux doigts dirigée en arrière. Ce serait donc une patte gauche, ce qui pourrait être dû à ce qu'elle est en réalité très proche de la crête.

Quand l'animal est fixé, après plus d'un an, le 1er mai 1947, le régénérat est toujours une formation hypotypique à deux doigts syndactyles (fig. 68, *a*). L'analyse du squelette (fig. 68, *b*) montre la présence d'un humérus partiel, d'un seul os du zeugopode, de quatre pièces carpiennes et de deux doigts.

N° 561. — Il s'agit encore d'une patte hypotypique, portant deux doigts et le rudiment d'un troisième, située à mi-distance entre la patte gauche et la crête.

N° 478. — C'est une palette à deux doigts qui s'est développée sur la déviation, très près de la crête. Il s'agit plus exactement d'une

chimère comportant une forte réaction du territoire adjacent de la crête.

N° 411. — Le régénérat est un gros bourgeon, adhérant aussi à la crête et qui correspond également à une chimère: c'est une

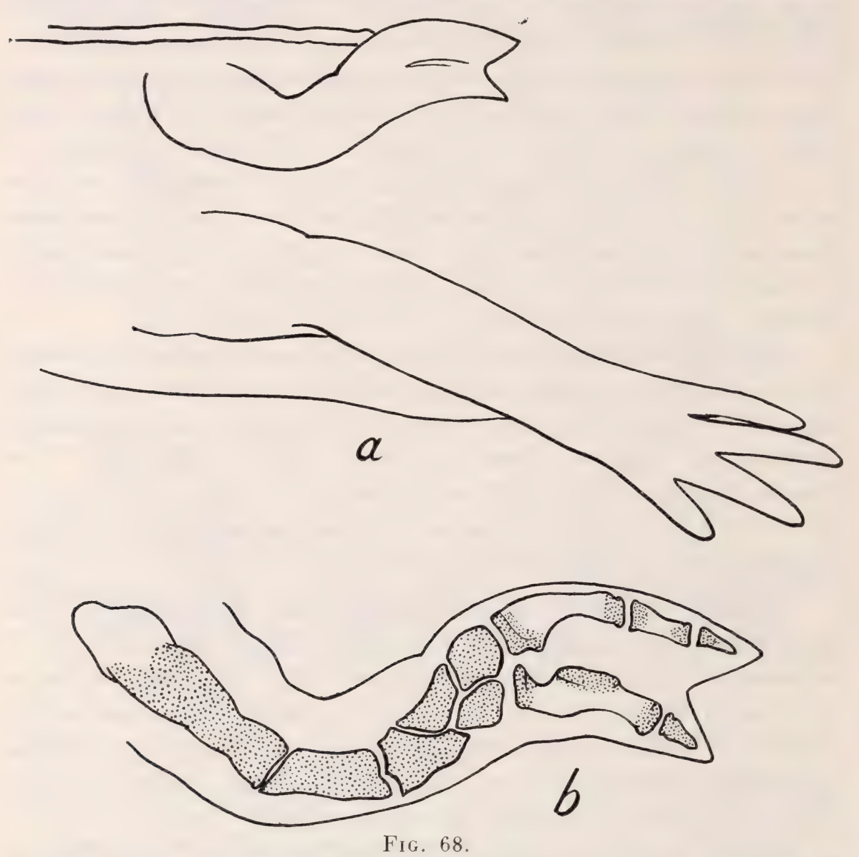


Fig. 68.

Régénérat hypotypique formé après déviation à gauche du nerf droit dans le n° 495: *a*, le régénérat et la patte gauche normale; *b*, squelette du régénérat qui n'a que deux doigts.

masse épaisse et saillante qui n'a pas différencié de doigts et qui est soudée à une portion de crête néoformée.

B. *Conclusions.*

I. Quatre régénérats sont restés h y p o t y p i q u e s . Dans deux cas, il s'agit, en réalité, de chimères développées au contact du territoire crête: comme toujours dans ces formations composites,

la différenciation de la patte est fortement inhibée. Un troisième cas (495) correspond à un régénérat qui n'est pas en chimère, mais qui s'est formé très près de la crête. On peut rapprocher ce cas de celui du n° 488 (chap. IV) qui avait produit une patte complète : dans les deux cas, l'asymétrie est conforme à la latéralité, comme c'est le cas dans la zone voisine de la crête. Un quatrième cas (461) concerne un régénérat formé à mi-distance entre la patte et la crête et qui, pour des raisons inconnues, est resté incomplètement différencié.

II. Les trois régénérats qui se sont bien différenciés ont présenté une très nette d u p l i c a t u r e. L'apparition de celle-ci ne dépend donc pas de l'orientation du nerf dévié.

Tandis que du côté droit, les pattes primaires sont des pattes gauches non inverties, ici les pattes primaires, formées à gauche, sont des pattes droites non inverties. Dans les deux cas, le composant principal possède une asymétrie contraire à la latéralité du corps.

Chapitre VIII

DISCUSSION DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Nous passerons en revue un certain nombre de points importants.

1. *Le territoire est-il isodyname ou constitue-t-il un champ orienté ?*

C'est l'étude de ce problème qui a été à l'origine de nos expériences. Le territoire patte antérieure est-il isodyname, c'est-à-dire apte à produire, en tous points, avec la même fréquence, des pattes antérieures complètes ? Ou bien a-t-il les caractères d'un champ dont le pouvoir morphogénétique serait maximum au point où la patte est normalement insérée et irait en diminuant à mesure qu'on s'éloigne de ce centre vers la périphérie ? On pourrait penser qu'une décroissance de l'activité morphogénétique suivant l'axe ventro-dorsal pourrait se traduire par un nombre croissant de formations hypotypiques.

Or, aucune constatation ne confirme ce point de vue. Nous pouvons, en effet, considérer, dans le territoire de la patte antérieure, quatre zones.

Zone A (orthotopique). — Dans le bras et à sa proximité immédiate, c'est-à-dire dans la zone représentant vraisemblablement le centre du champ, il y a eu, après déviation du nerf, formation de dix-sept pattes complètes pour huit membres hypotypiques et quatre bourgeons sans différenciation (41% de différenciations incomplètes).

Zone B (hétérotopique limite). — Près de la crête, donc à la limite dorsale du territoire, il y eut production de 5 pattes entières pour 1 formation hypotypique (16% de différenciations incomplètes).

Zone C (hétérotopique dorsale). — Dans la région dorsale intermédiaire entre la proximité du membre et la proximité de la crête, il y eut formation de dix-huit pattes pour huit formations hypotypiques (30% de différenciations incomplètes).

Zone D (hétérotopique ventrale). — Entre la patte et le ventre, les déviations ne firent apparaître qu'une seule patte pour huit formations hypotypiques et cinq bourgeons sans différenciation (88% de différenciations incomplètes).

Si l'on fait abstraction de la zone D, qui a quelque chose de particulier, les proportions (41% de formations incomplètes au milieu du champ; 30% entre la patte et la crête; 16% à la limite extrême du territoire) indiquent que le nombre des formations hypotypiques ne révèle nullement une activité morphogénétique décroissante le long de l'axe ventro-dorsal du territoire.

Nos observations nous ont d'ailleurs permis de reconnaître les vraies causes de l'arrêt de différenciation des régénérats. Chaque fois que l'un d'eux n'aboutit qu'à une formation hypotypique, après déviation du nerf dans la zone orthotopique A, c'est qu'il y eut en même temps régénération axiale. Cette dernière s'accompagne d'un afflux de matériaux en direction de la surface axiale de régénération. Les régénérats, nés sur déviation, sont, en quelque sorte, à l'écart de ce courant et s'arrêtent dans leur croissance et leur différenciation, faute des matériaux nécessaires que le régénérat principal détourne à son profit. Cela est si vrai que, dans sept cas où la régénération axiale fit défaut, les régénérats sur déviation donnèrent tous des pattes bien formées.

Dans la zone hétérotopique dorsale C, il y eut trois régénérats

hypotypiques dont deux peuvent être également attribués à l'action concurrente de la régénération axiale.

Dans la zone hétérotopique limite B, proche de la crête, trop éloignée du membre pour que la régénération axiale puisse exercer son influence, il n'y eut qu'une seule formation hypotypique: c'était une chimère dans laquelle la différenciation du composant patte fut perturbée par la réaction concomitante du territoire de la crête.

Cependant, si le territoire est, en tous points, capable de produire une patte, même à son extrême limite, ce qui indique qu'il a partout les mêmes potentialités qualitatives, les différentes zones présentent des différences quantitatives dans leur activité morphogénétique. La mesure s'en trouve ailleurs que dans la proportion des formations hypotypiques.

Il est, en effet, certain que c'est dans la *zone orthotopique* que l'on obtient, le plus facilement, des régénérations rapides dont la régénération axiale représente le plus haut degré. Par contre, dans la *zone hétérotopique B* à la limite du territoire, il est très difficile d'obtenir des régénérats sur déviation et ceux-ci évoluent avec une extrême lenteur. Ce n'est qu'au bout de trois mois (283), quatre mois (202, 690), cinq mois (200), même treize mois (488, 193), que le bourgeon de régénération commence enfin à s'accroître et se différencier. Encore, les pattes que l'on obtient sont-elles presque toujours petites, chétives, parfois pédiculisées à la base. Il semble que ces résultats traduisent un épuisement de l'activité morphogénétique du territoire.

Dans la *zone hétérotopique dorsale C*, les pattes, nées sur déviation, se développent aussi plus lentement que sur la zone orthotopique, du moins en général.

La *zone hétérotopique ventrale D* montre une incapacité presque absolue à la différenciation d'un régénérat complet. On n'y obtient que difficilement des bourgeons qui ne s'accroissent pas ou ne produisent que des formations très hypotypiques, à un seul doigt. Il semble cependant qu'interviennent ici d'autres facteurs, en plus de l'épuisement des potentialités du territoire. La preuve en est que, quand cette zone est ramenée au milieu de l'épaule par rotation de 180° du territoire, on peut y faire apparaître des pattes ou des mains bien différenciées. Il est possible qu'en position normale,

cette zone soit complètement en dehors de l'afflux des matériaux nécessaires à la différenciation des régénérats.

On peut donc admettre que si le territoire est isodyname sur le plan qualitatif, il a les caractères d'un champ dont l'activité maximum correspond au point d'insertion du membre (orthotopique) et l'activité minimum à sa limite dorsale et, avec réserves, à sa limite ventrale.

2. *Apparition des formations multiples dans nos expériences.*

Trois faits ont été observés avec une constance parfaite:

A. Dans la *zone orthotopique A* (déviation dans le bras ou très près de lui), les pattes nées sur déviation ont été, sans exception, des pattes simples, non duplicaturées (18 cas).

B. Dans la *zone hétérotopique limite B* (près de la crête), les pattes obtenues après déviation ont été des pattes simples, non duplicaturées (5 cas). Le régénérat de l'animal 193 possédait un doigt supplémentaire, mais la déviation avait été faite à une plus grande distance de la crête.

C. Dans la *zone hétérotopique dorsale C* (entre patte et crête), qu'il s'agisse du territoire en situation normale, du territoire retourné de 180°, de la déviation d'un nerf droit dans le côté droit ou dans le côté gauche, les pattes nées sur déviation ont été toutes duplicaturées (18 cas).

D. Dans la *zone hétérotopique ventrale D*, il a été possible, après retournement du territoire, d'obtenir trois régénérats sur déviation qui ont également donné des pattes duplicaturées.

La duplicature est donc propre à une certaine partie du territoire. Elle se produit aussi bien que cette partie ait conservé son orientation ou qu'elle ait subi une rotation de 180°.

La formation de pattes simples est une caractéristique de la zone orthotopique ainsi que de l'extrême limite du territoire, en direction dorsale.

L'apparition de duplications dans les territoires retournés de 180° ou après déviation du nerf droit dans le côté gauche montrent que ces formations multiples ne dépendent pas de la direction du nerf par rapport à l'axe dorso-ventral du territoire.

3. *Asymétrie et axes des régénérats.*

Ici encore, nous considérerons séparément les types de régénérats produits par les trois zones du territoire (fig. 69).

A. Dans la *zone orthotopique A*, les pattes formées sur déviations sont non seulement simples, mais conformes à la latéralité: leur axe radio-cubital est normalement orienté, le bord cubital dorsal et le

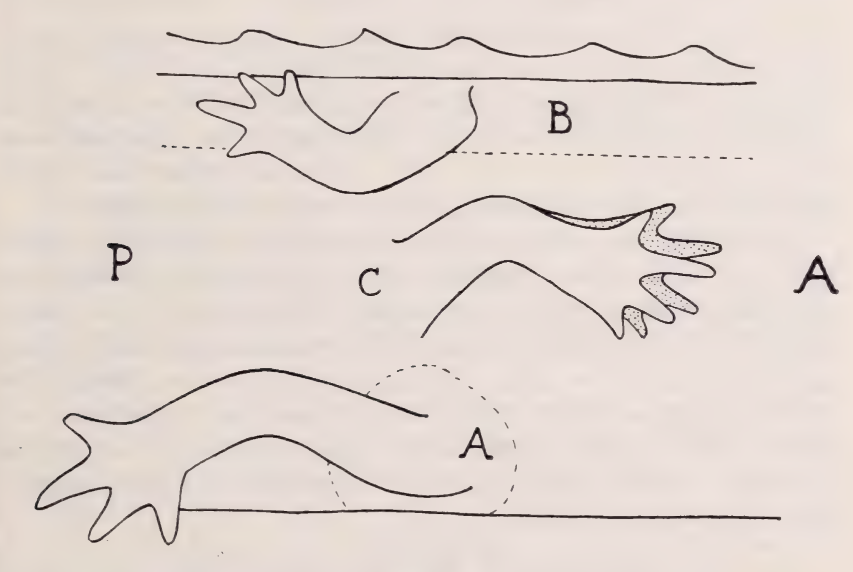


Fig. 69.

Schéma montrant, pour le côté droit, les types fondamentaux de pattes régénérées en territoire normalement orienté: A, patte droite normale en zone orthotopique; B, patte droite invertie en zone hétérotopique limite (proche de la crête); C, patte primaire gauche normale et son composant secondaire réverse dans la zone hétérotopique moyenne.

bord radial ventral. Ce sont donc, comme les régénérats axiaux, sur le côté droit, des pattes droites normales.

B. Dans la *zone hétérotopique limite B*, les pattes formées sur déviations sont simples et d'asymétrie conforme à la latéralité. Elles sont dirigées en arrière, mais leur axe radio-cubital est inversé. Le radius, le pli de flexion du coude et le doigt I sont dorsaux, tandis que le cubitus et le doigt IV sont ventraux. Ce sont donc, à droite, des pattes droites inverties et, à gauche, des pattes gauches inverties. L'inversion de l'axe radio-

cubital ne peut être expliqué par une rotation qui ramènerait en arrière une patte d'asymétrie inverse qui aurait été primitivement dirigée en avant. Rien, dans les observations, n'indique l'existence d'un tel processus schématisé dans la figure 29.

Notons qu'abstraction faite de l'orientation, modifiée ou non, de l'axe radio-cubital, toutes les pattes simples sont, en même temps, d'asymétrie conforme à celle du côté.

C. Dans la *zone hétérotopique dorsale C*, toutes les pattes étant duplicaturées, nous considérerons l'asymétrie des pattes primaires, celles qui se forment en premier lieu et sont les plus complètement différenciées. Or, toutes les pattes primaires sont d'asymétrie inverse à la latéralité: ce sont des pattes gauches sur le côté droit et des pattes droites sur le côté gauche.

Le fait est en accord avec les observations de Bovet (1930) qui a pu déterminer l'asymétrie de cinq régénérats formés sur déviations dans la zone intermédiaire du territoire de la patte postérieure. Il s'agissait de cinq pattes primaires gauches formées sur le côté droit. De même, Balinsky (1925), en implantant des vésicules auditives dans le flanc d'embryons, chez lesquels la zone intermédiaire est plus étendue que chez les adultes, induisit la formation de six pattes antérieures qui étaient dysharmoniques, donc de latéralité inverse.

D. Après *retournement de 180°*, les pattes axiales formées par régénération sont, comme on pouvait s'y attendre en raison de l'inversion des axes A-P et D-V, des pattes gauches inverties sur le côté droit. Remarquons que ces pattes restent conformes à l'orientation des deux axes dans le territoire, mais que, celui-ci ayant été retourné, elles sont devenues de latéralité inverse à celle du côté du corps de l'animal.

E. Après *retournement de 180°* du territoire, les pattes formées sur déviations dans la zone hétérotopique C sont à nouveau des formations multiples. Les pattes primaires, bien que la détermination soit parfois incertaine, paraissent être des pattes droites inverties sur le côté droit. En réalité, par rapport au territoire, elles sont de latéralité inverse; ce n'est que par rapport au côté du corps qu'elles paraissent être d'asymétrie conforme à la latéralité. Elles sont inverties, comme les pattes

axiales, parce que toutes les pattes formées en territoire retourné ont leur axe radio-cubital inversé, comme a été inversé par le retournement l'axe dorso-ventral du territoire.

Les relations observées dans l'asymétrie des régénérats, dans l'orientation de leur axe radio-cubital, ainsi que l'apparition de duplicatures, traduisent les potentialités différentielles des trois zones A, B et C du territoire. Les causes efficientes doivent résider dans la constitution intime de ces trois régions.

4. *Nature des formations multiples.*

Dans la règle, nous avons obtenu des duplications. La patte secondaire est alors une patte réverse qui est l'image en miroir de la patte primaire.

Ce n'est qu'exceptionnellement que nous avons observé deux pattes complètes ou presque. Le plus souvent, la duplicature est restée limitée à la partie distale, encore que l'étude du squelette révèle souvent une tendance plus ou moins marquée au dédoublement, dans un organe paraissant unique, de pièces squelettiques proximales.

Souvent la duplication distale reste partielle: la patte secondaire est, sur le plan de la morphologie externe, limitée à deux doigts, le plan miroir étant, suivant les cas, radial ou cubital.

Dans un certain nombre de cas, la duplicature se ramène à l'existence d'un seul doigt supplémentaire inséré ventralement et qu'il est impossible de caractériser.

Dans quelques cas, l'un des composants (triplication) ou les deux composants (tétraplication) ont présenté, à leur tour, un dédoublement partiel. Il s'agit généralement de doigts qui n'ont pas toujours de squelette différencié et qui peuvent être frappés de régression.

5. *Révision des principaux faits connus de duplicature.*

On a cherché à produire des duplicatures par l'action de traumatismes. C'est ainsi que des sections obliques de l'autopode déterminent, par régénération, de la polydactylie, ce qui représente d'ailleurs un cas particulier. On a essayé d'autre part, de provoquer des formations doubles ou multiples par division d'une ébauche embryonnaire de patte. Tantôt, comme l'a vu Harrison (1918) sur *Amblystoma punctatum*, les deux moitiés se

ressoudent et engendrent une patte simple normale. Tantôt, en empêchant leur réunion comme l'a fait SWETT (1926, 1930), par intercalation d'un tissu indifférent, on obtient parfois des duplicatures (7 cas sur 111 opérations chez *Diemyctilus viridescens*).

Les transplantations de bourgeons de régénération ont également permis d'obtenir des duplicatures (MILOJEVIC, 1924). Les recherches d'ABELOOS et LECAMP (1931) sur *Triton cristatus* ont montré notamment que la duplicature est fonction de l'orientation des axes (renversement de l'axe D-V ou transplantation hétéropleurale avec renversement de l'axe A-P) ainsi que du niveau de section et d'implantation. Des bourgeons transplantés sur des surfaces plus distales produisent des extrémités anormales tandis que, sur des surfaces plus proximales, ils engendrent des pattes simples.

La méthode la plus féconde a été la transplantation d'ébauches embryonnaires de pattes, principalement chez l'Amblystome. Déjà, BRAUS (1904) avait implanté des bourgeons de pattes de *Bombinator* sur un lieu indifférent et avait obtenu la production de deux membres: l'un conforme au côté d'origine, l'autre d'asymétrie inverse, c'est-à-dire une patte droite et une gauche. GRÄPER (1922) effectuant des transplantations d'ébauches de pattes *(Rana, Bufo)*, obtint, à partir des plus âgées, des pattes conformes au côté d'origine, donc déterminées. Les plus jeunes ébauches pouvaient se transformer de façon à renverser leur asymétrie originelle et à acquérir celle qui est conforme au côté de l'hôte. Dans un certain nombre de cas, il y eut des formations doubles symétriques et dans le même plan, en éventail.

Ce sont surtout les belles recherches de HARRISON (1915 à 1925) et celles de SWETT (1926, 1928) qui ont précisé l'influence des relations entre les axes du transplant et ceux du lieu d'implantation. Les expériences ont été faites sur l'Amblystome à un stade où le bourgeon de patte possède un axe A-P déterminé et un axe D-V encore labile.

Les transplantations ont été orthotopiques (sur l'emplacement de la patte) ou hétérotopiques (en un autre lieu), homopleurales, effectuées du même côté (bourgeon droit sur côté droit) ou hétéropleurales (bourgeon droit sur côté gauche et réciproquement). Pour ces diverses catégories,

il peut y avoir concordance (type antéro-antérieur a a) ou discordance (type antéro-postérieur a p) des axes A-P. Il peut, de même y avoir concordance (type dorso-dorsal dd) ou discordance (type dorso-ventral d v) des axes D-V. De là quatre types:

Homop. dd aa (concordance des deux axes),
Homop. dv ap (discordance des deux axes),
Hétérop. dd ap (discordance des axes A-P)
Hétérop. dv aa (discordance des axes D-V).

En principe, le *type hom. dd aa* doit donner une patte normale, conforme à la latéralité d'origine du transplant et à la latéralité du côté du corps. Un bourgeon de patte droite réimplanté donne une patte droite.

Le type *homo. dv ap* doit donner une patte inverse au côté d'origine et au côté d'implantation: un bourgeon de patte droite ainsi retourné engendre une patte gauche.

Le type *hétéro. dd ap* doit donner une patte conforme au côté d'origine et inverse au côté d'implantation: une patte gauche ainsi implantée sur le côté droit produit une patte gauche.

Le type *hétéro. dv aa* doit donner une patte inverse au côté d'origine et conforme au côté d'implantation: un bourgeon de patte gauche, transplanté avec cette orientation sur le côté droit, doit engendrer une patte droite.

Ce sont les résultats que l'on obtient dans la majorité des cas. Des exceptions peuvent s'expliquer, lorsqu'il y a duplicature, par le fait que le membre primaire, inverse au côté d'implantation, peut être résorbé et qu'il ne subsiste que le composant secondaire dont l'asymétrie est inverse, donc conforme au côté d'implantation. Dans d'autres cas, il s'agit d'une rotation du transplant qui le ramène en position conforme à la latéralité du corps. Ces phénomènes de rotation ont été étudiés en détail par NICHOLAS (1922, 1926).

Dans ces transplantations, on n'a pas à tenir compte de l'inversion de l'axe radio-cubital, caractéristique des pattes invertíes, qui devrait être la conséquence de l'inversion de l'axe D-V (types dv). Cela est dû à ce que cet axe n'est pas encore irréversiblement fixé dans les jeunes bourgeons de pattes utilisés et qu'il est finalement déterminé par la base d'implantation.

Au cours de ces expériences, les auteurs ont observé de forts pourcentages de duplicatures. Dans les transplantations orthotopiques, ce sont les greffes homopleurales dv ap et les hétéropleurales dd ap qui ont produit (expériences de Harrison) les plus hautes proportions de formations multiples:

Transpl. orthotopiques

Homop. dd aa	0 %	de duplications
Homop. dv ap	71 %	»
Hétérop. dd ap	86,6%	»
Hétérop. dv aa	6,3%	»

La duplicature est donc liée, dans ces cas, à l'inversion de l'axe A-P qui donne des pattes dysharmoniques (dont l'asymétrie est inverse à la latéralité de l'hôte).

Swett (1926), dans ces transplantations dysharmoniques, a obtenu jusqu'à 90% de duplicatures.

Dans les transplantations hétérotopiques, sur le flanc, ce sont, au contraire, les transplantations harmoniques, avec concordance des axes A-P, qui ont donné le plus de duplicatures. Par exemple, Harrison a trouvé les pourcentages suivants:

Transpl. hétérotopiques

Homop. dd aa	57,0%	de duplicatures
Homop. dv ap	8,3%	»
Hétérop. dd ap	20,0%	»
Hétérop. dv aa	50,0%	»

En définitive, la duplicature est liée aux transplantations dysharmoniques quand elles sont orthotopiques et aux transplantations harmoniques quand elles sont hétérotopiques. Lecamp (1935) pense que la duplicature résulte de la formation par le lieu d'implantation d'une deuxième patte, symétrique de la première, sous l'influence inductrice du transplant. Dans l'implantation orthotopique, il faut que le transplant soit dysharmonique pour induire une patte qui, elle, serait harmonique. Dans les transplantations hétérotopiques, ce sont les transplants harmoniques qui doivent

déclencher la production d'une patte symétrique par un lieu d'implantation qui, selon les résultats de BALINSKY, tend à produire des pattes de latéralité inverse.

Essai d'explication. — Nous pensons que ce point de vue peut être étendu et précisé sur la base de nos résultats expérimentaux. Nous pouvons, en effet, considérer, dans le territoire de la patte deux zones principales. La *zone A* ou *orthotopique* (bras et environs immédiats), stimulée par la déviation du nerf, répond toujours par une patte harmonique conforme au côté. Elle est donc déterminée, du côté droit, en tant que productrice de patte droite.

La *zone C* qui s'étend au delà de l'insertion du membre — et qui est plus étendue chez l'embryon que chez l'adulte — représente le lieu principal d'implantation des greffes hétérotopiques et peut être appelée *zone hétérotopique.* Or, nous savons que, sous l'influence du nerf dévié, cette zone produit des pattes primaires dysharmoniques. Elle est donc déterminée, du côté droit, en tant que productrice de patte gauche.

Ceci posé, on comprend que si l'on implante, en zone orthotopique, un transplant harmonique, il y a concordance entre la détermination latérale du transplant et celle du lieu d'implantation, d'où la formation d'une patte simple. Si, au contraire, le transplant est dysharmonique, la discordance des déterminations d'asymétrie serait, par un mécanisme qui reste à préciser, la cause de la duplicature.

Dans le cas des transplantations en zone hétérotopique, c'est lorsque le transplant est dysharmonique qu'il y a concordance entre sa propre détermination latérale et celle du lieu d'implantation: cette coïncidence entraînera la formation d'une patte simple. Si, au contraire, le transplant est harmonique, la discordance entre sa propre détermination (patte de latéralité droite à droite) et la détermination latérale du lieu d'implantation (patte de latéralité gauche à droite) aurait pour conséquence l'apparition d'une duplicature.

C'est dans le cas des transplantations hétérotopiques que l'on doit rencontrer le plus d'exceptions à cette règle. Le lieu d'implantation peut se trouver en dehors du territoire; il peut être plus ou moins éloigné du centre orthotopique. Nous savons, en

tout cas, que suivant l'axe ventro-dorsal la détermination de latéralité du territoire se renverse pour redevenir harmonique (région proche de la crête). C'est peut-être ainsi que s'expliquent les résultats de Detwiler (1920) qui, greffant des bourgeons de pattes à des distances croissantes du membre, constate que la proportion de duplicatures augmente à mesure que l'on s'éloigne de la zone orthotopique, puis s'abaisse brusquement à partir d'une certaine distance limite.

Notre interprétation est aussi en accord avec le fait que les implantations faites en dehors du territoire patte, sur la tête ou la nuque, ne donnent pratiquement pas de duplicatures (Detwiler, 1930; Nicholas, 1928, 1929).

La duplicature, dans les transplantations d'ébauches de pattes, résulterait, en définitive, d'un désaccord entre la latéralité du transplant et celle du lieu d'implantation (zone A ou C), dans le territoire de la patte.

Quant au mécanisme de la réaction des deux zones du territoire patte sous l'influence de la déviation d'un tronc nerveux, nous ne pouvons l'attribuer à un renversement ou à une conservation de l'axe A-P, puisqu'il n'y a aucune transplantation. Elle dépend évidemment de la constitution intime des deux zones. Disons provisoirement, pour employer le langage de Gräper (1922, 1927) que la production, en zone orthotopique A, d'une patte harmonique « satisfait » à la détermination latérale de cette zone, d'où la production d'une patte harmonique simple. Au contraire, la production, en zone hétérotopique C, d'une patte primaire harmonique ne satisfait pas à la détermination latérale de cette zone et entraîne une duplicature.

6. *Les théories de la duplicature.*

On peut envisager trois sortes principales d'explication qui se partagent la faveur des biologistes.

a) *La régénération proximale.* — Cette interprétation est basée sur les résultats d'une expérience de Della Valle (1913). L'auteur ampute une patte, ce qui crée une surface distale *a*; la patte est ensuite sectionnée par une incision transversale incomplète à un niveau plus proximal. Les deux surfaces de cette section, si elles sont maintenues écartées, sont l'une une nouvelle surface distale *b*,

l'autre une surface proximale, orientée vers la base du membre, *c*. Les surfaces distales *a* et *b* régénèrent des membres harmoniques tandis que la surface *c* produit, en direction proximale, un régénérat de latéralité inverse, donc dysharmonique. On a ainsi l'image — patte droite; patte gauche; patte droite — de la symétrie mineure observée dans les triplications qui, suivant BATESON, représenteraient le type le plus fréquent et peut-être exclusif des formations multiples. Opinion qui ne saurait plus être soutenue, car les duplications ont une existence certaine et sont, en tout cas, le type le plus général dans nos expériences.

Qu'une régénération proximale donne une patte d'asymétrie inverse, c'est ce que montrent, à coup sûr, les expériences de transplantations réverses (GRÄPER, 1922). Si une ébauche de patte droite est implantée par sa surface distale et régénère par sa surface proximale (inversion de l'axe médio-latéral), la patte formée est d'asymétrie opposée à celle du membre qu'aurait produit la surface distale.

Ces faits étant établis, l'interprétation de l'expérience de DELLA VALLE, qui convient certainement à des cas particuliers, a été généralisée par PRZIBRAM (1924) qui en a fait l'axe de sa théorie de la duplicature. Dans les transplantations d'ébauches de pattes, le composant d'asymétrie inverse serait le résultat d'une régénération proximale. C'est là, semble-t-il, un exemple des abus auxquels peut conduire une vue trop unilatérale. La surface proximale d'un transplant, étant soudée au lieu d'implantation, n'est donc plus une surface libre — condition primordiale d'une régénération — et ne peut, semble-t-il, être le siège d'aucune régénération, même si l'orientation discordante de ses axes par rapport au lieu d'implantation lui confère une liberté qui est plus verbale que réelle.

b) *Induction exercée sur la base.* — Une autre conception, admise par exemple par LECAMP (1935), consiste à admettre que le transplant agirait sur le lieu d'implantation en l'incitant à former une deuxième patte. Quand le membre primaire, issu du transplant, est dysharmonique par rapport au côté de l'animal, le lieu d'implantation réagirait en engendrant une patte harmonique, conforme à sa propre latéralité et qui est, par conséquent, symétrique de la patte primaire. Cette explication, valable peut-être dans certains cas, n'est à coup sûr pas adéquate dans le cas

de nos expériences: patte primaire et patte secondaire expriment toutes deux la réaction du territoire à l'action inductrice du nerf dévié.

c) *Existence de deux centres symétriques de différenciation.* — C'est à cette conception que nous donnerions la préférence, du moins en ce qui concerne l'explication de nos propres résultats. Dans les transplantations, elle peut être ainsi formulée. Quand la latéralité du transplant est en désaccord avec celle du lieu d'implantation, il résulterait de ce conflit la formation, dans le bourgeon, de deux centres de différenciation entre lesquels s'établissent des relations d'interdépendance qui conduisent à la production de deux composants qui sont symétriques l'un de l'autre. L'interprétation fait, en somme, appel aux effets d'une discordance entre les constitutions intimes des deux parties en présence.

7. *Latéralité (asymétrie) et axe dorso-ventral.*

Nous ignorons complètement quels sont les facteurs qui sont les causes efficientes de la détermination des axes A-P et D-V, responsables de la production de pattes harmoniques ou dysharmoniques, normales ou inverties. On peut raisonner en utilisant soit des lignes de force, soit la distribution de molécules possédant deux axes différenciés (symétrie bilatérale) ou trois axes définis (asymétrie).

Adoptons, par exemple, une représentation à l'échelle moléculaire. Il faudrait envisager deux sortes de molécules pour les axes A-P et D-V puisqu'ils peuvent varier indépendamment l'un de l'autre, comme le montre le cas de la zone B, limitrophe de la crête: les pattes régénérées y sont d'asymétrie conforme au côté, mais leur axe radio-cubital est inversé.

En ce qui concerne l'axe A-P, on pourrait admettre la présence, du côté droit, de molécules tétraédriques DBCA d'asymétrie droite et, du côté gauche, de molécules ABCD, ayant une asymétrie gauche.

Relativement à l'axe D-V, on pourrait imaginer l'existence de fibres protéiniques polarisées ayant une extrémité + et une extrémité —. Suivant leur orientation, elles pourraient déterminer l'axe dans son sens normal pour le côté ou en sens inverse: dans ce dernier cas, ces fibres auraient à droite l'orientation qu'elles ont normalement à gauche.

Dans une telle représentation, on admettra généralement qu'il n'existe, à gauche, que des molécules gauches et, à droite, que des molécules droites, la détermination latérale représentant une rigoureuse alternative. Or, nos expériences montrent que, pour un même côté, le territoire présente des zones de latéralité droite et d'autres de latéralité gauche; ceci est valable bien entendu pour les deux côtés. Le modèle adopté nécessite alors une répartition de molécules gauches et de molécules droites, dans les deux côtés. Ce sont alors les relations quantitatives entre les deux types de molécules qui définiraient la latéralité relative de chaque zone. Les régions de latéralité droite seraient plus droites que gauches et les zones de latéralité gauche plus gauches que droites. La détermination de latéralité, en chaque point, résulterait de l'équilibre réalisé, de la « balance », entre les deux systèmes moléculaires.

De même, l'existence de la zone B, où les pattes sont inverties, conduit à envisager la présence, sur chaque côté, de fibres polarisées suivant les deux orientations possibles. Dans les zones A et C, ce sont les fibres — disons positives — qui seraient les plus nombreuses, tandis que, dans la zone B, ce seraient les fibres négatives, orientées en sens inverse.

On pourrait ainsi construire des schémas représentant les densités relatives des molécules droites et gauches, des fibres positives et négatives, en chaque point du territoire; on obtiendrait une image des facteurs qui déterminent la latéralité et l'orientation de l'axe radio-cubital. On pourrait aussi introduire dans cette construction la notion de seuil. Il y aurait production d'une patte simple quand la prédominance d'un système moléculaire dépasse une certaine valeur minimum; il y aurait construction de formations duplicaturées quand cette prédominance est suffisante pour déterminer l'asymétrie du membre primaire, mais reste cependant au-dessous de la valeur seuil.

Nous n'attachons pas plus d'importance qu'il ne convient aux images que nous venons de suggérer. Peut-être pourra-t-on juger digne d'être retenue l'idée, basée sur nos résultats, que les déterminations de l'asymétrie ou de l'axe dorso-ventral n'auraient pas une valeur absolue, mais qu'elles résulteraient de l'équilibre, du rapport, entre les doses de deux systèmes antagonistes.

AUTEURS CITÉS

1931. Abeloos, M. et Lecamp, M. *Sur la production de formations anormales et multiples dans les membres du Triton par transplantation de régénérats.* C. R. Acad. Sc., 192, p. 639-641.

1925. Balinsky, B. J. *Transplantation des Ohrbläschens bei Triton.* Arch. Entw. Mech., 105, p. 718-731.

1926. —— *Weiteres zur Frage der experimentellen Induktion einer Extremitätanlage.* Ibid., 107, p. 679-683.

1930. Bovet, D. *Les territoires de régénération. Leurs propriétés étudiées par la méthode de déviation des nerfs.* Rev. suisse Zool., 37, p. 83-145.

1904. Braus, H. *Transplantation von Organanlagen bei Bombinatorlarven.* Verh. Anat. Gesel.

1905. —— *Experimentelle Beiträge zur Frage nach der Entwicklung peripherer Nerven.* Anat. Anz., 26, p. 433-479.

1913. Della Valle, P. *La doppia rigenerazione inversa nelle fratture delle zampe di Triton.* Boll. Soc. nat. Napoli, 25, p. 95-160.

1920. Detwiler, S. R. *Experiments on the transplantation of limbs in Amblystoma.* Jour. exp. Zool., 31, p. 117-163.

1929. —— *Transplantation of anterior-limb mesoderm from Amblystoma embryos in the slit-blastopore stage.* Ibid., 52, p. 315-324.

1930. —— *Observations upon the growth, function and nerve supply of limbs when greafted to the head of Salamandra embryos.* Ibid., 55, p. 319-377.

1947. Dinichert-Favarger, J. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton.* Arch. Anat. micr. Morph. exp., 36, p. 213-236.

1946. Dinichert, J. et Guyénot, E. *Etudes sur un territoire de régénération chez le Triton.* I. *Détermination des territoires.* II. *Conditions d'apparition de la duplicature dans les membres surnuméraires.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 63, p. 14-18.

1927. Filatow, D. *Aktivierung des Mesenchyms durch eine Ohrblase und einen Fremdkörper bei Amphibien.* Arch. Entw. Mech., 110, p. 1-32.

1911. Fritsch, C. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphibien.* Zool. Jahrb. abt. Zool. Phys., 30, p. 377-472.

1923. Giorgi, P. de. *Les potentialités des régénérats chez Salamandra maculosa.* Rev. suisse Zool., 31, p. 1-52.

1923. —— et Guyénot, E. *Les potentialités des régénérats.* C. R. Soc. Biol. 89, p. 488.

1931. Glick, B. *The induction of supernumerary limbs in Amblystoma.* Anat. Rec., 48, p. 407-414.

1926. GUYÉNOT, E. *La perte du pouvoir régénérateur des Anoures, étudiée par les hétérogreffes, et la notion de territoires.* Rev. suisse Zool., 34, p. 1-53.

1927. —— *Le problème morphogénétique dans la régénération des Urodèles: détermination et potentialités des régénérats.* Ibid., 34, p. 127-154.

1930. —— et PONSE, K. *Territoires de régénération et transplantations.* Bull. biol. France Belgique, 64, p. 251-284.

1923. —— et SCHOTTÉ, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat.* C. R. Soc. Biol., 89, p. 491.

1926 —— *Démonstration de l'existence de territoires spécifiques de régénération par la méthode de la déviation des troncs nerveux.* Ibid., 94, p. 1050.

1922. GRÄPER, L. *Extremitätentransplantationen an Anuren. I* et *II Reverse Transplantationen.* Arch. Entw. Mech., 51, p. 284 et 587.

1927. —— *Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten.* Ergeb. Anat. u. Entw., 27, p. 693-786.

1915. HARRISON, R. G. *Experiments on the development of the limb in Amphibia.* Proc. nat. Acad., 1, p. 539.

1918. —— *Experiments of the development of the fore-limb of Amblystoma, a self-differenciating equipotential system.* Jour. exp. Zool., 25, p. 413-461.

1921. —— *On relations of symmetry in transplanted limbs.* Jour. exp. Zool., 32, p. 1-136.

1925. —— *The effect of reversing the medio-lateral or transversal axis of the fore-limb bud in the salamander embryo (Amblystoma punctatum).* Arch. Entw. mech., 106, p. 471-502.

1912. KURZ, O. *Die beinbildenden Potenzen entwickelter Tritonen.* Arch. Entw. Mech., 34, p. 588-617.

1935. LECAMP, M. *Les formations multiples dans la greffe et la régénération des membres chez le Crapaud accoucheur (Alytes obstetricans).* Bull. biol. France Belgique, supp. 19, p. 1-150.

1923. LOCATELLI, P. *L'influenza del sistema nervoso sui processi regenerativi.* Giorn. biol. e med. sper., 4.

1925. —— *Formation de membres surnuméraires.* C. R. Ass. Anat. Turin.

1926. —— *Rôle du système nerveux dans les phénomènes de régénération.* Soc. Biol. Paris, Réunion plénière.

1929. —— *Der Einfluss des Nervensystems auf die Regeneration.* Arch. Entw. Mech., 114, p. 686-770.

1924. MILOJEVIC, B. *Beiträge zur Frage über die Determination der Regenerate.* Ibid., 103, p. 80-94.

1922. NICHOLAS, J. S. *The effect of the rotation of the area surrounding the limb bud.* Anat. Rec., 23.
1924. —— *Regulation of posture in the fore-limb of Amblystoma punctatum.* Jour. exp. Zool., 40, p. 113-159.
1929. —— *An analysis of the responses of isolated portions of the Amphibian nervous system.* Arch. Entw. Mech., 118, p. 78-120.
1866. PHILIPEAUX, J.-M. *Expériences démontrant que les membres de la Salamandre aquatique ne se régénèrent qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place la partie basilaire de ces membres.* C. R. Acad. Sc., p. 576.
1924. PRZIBRAM, H. *Achsenverhältnisse und Entwicklungspotenzen der Urodelenextremitäten, an Modellen zu Harrisons Transplantationsversuche.* Arch. Entw. Mech., 102, p. 604-623.
1926. SCHOTTÉ, O. *La régénération de la queue d'Urodèles est liée à l'intégrité du territoire caudal.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 43, p. 126.
1926. SWETT, F. H. *On the production of double limbs in Amphibians.* Jour. exp. Zool., 44, p. 419-473.
1928. —— *Transplantation of divided limb-rudiments in Amblystoma puntatum.* Jour. exp. Zool., 52, p. 127-142.
1930. —— *The permanence of limb-axis polarity.* Jour. exp. Zool., 55, p. 87-99.
1926. VALLETTE, M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 43, p. 28.
1929. —— *Régénération du museau et territoires de régénération chez les Urodèles.* Bull. biol. France Belgique, 63, p. 95-150.
1923. WEISS, P. *Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien.* II. Arch. mikr. Anat., 99, p. 168-186.
1924. —— *Regeneration an transplantierten Extremitäten entwickelter Amphibien.* Arch. Entw. Mech., 102, p. 673-676.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 55

Avec 4 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

Tome 55 Fascicule 1 (Nos 1-4) Mai 1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 55. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 55 **Fascicule 2** (Nos 5 à 24) **Juillet 1948**

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue à Berne, les 3 et 4 avril 1948

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 55. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & Cie, libraires à Genève.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 12.50
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	» 12.50
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	» 40.—
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	» 8.—
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	» 5.50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	» 18.—
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	» 18.—
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	» 18.—
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	» 11.—
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	» 3.50
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	» 36.—
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	» 11.—
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	» 11.—
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	» 18.—
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	» 12.50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	» 17.50
Fasc. 17.	CESTODES par O. Fuhrmann	» 30.—
Fasc. 18.	GASTÉROPODES par G. Mermod	» 55.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de Schaeck

Avec 46 figures dans le texte. Fr. 7.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

CATALOGUE ILLUSTRÉ
DE LA COLLECTION LAMARCK

appartenant au

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches. Fr. 300.—

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 55 Fascicule 3 (Nos 25-28) Septembre 1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 55. En cours de publication.

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 55 Fascicule 4 (Nos 29-32) Décembre 1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 55. En cours de publication.

Pages

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 55 — Fascicule supplémentaire n° 1 — Mars 1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 55 Fascicule supplémentaire nº 2 Octobre 1948

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

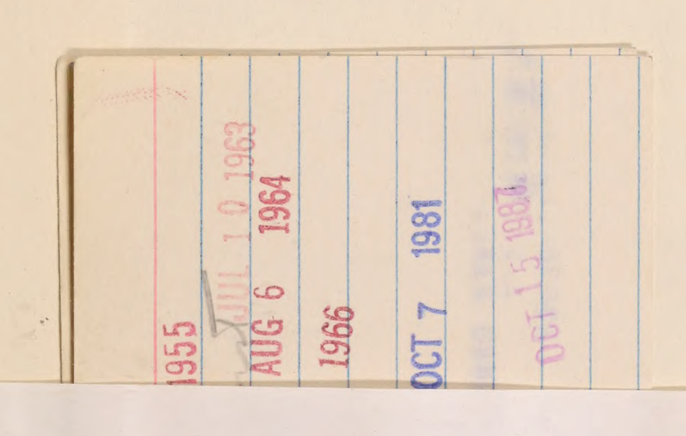
GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
1948

IMPRIMÉ EN SUISSE


1955
JUL 10 1963
AUG 6 1964
1966
OCT 7 1981
OCT 15 198


AMNH LIBRARY
100163664